SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

**ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN**

SMITHSONIAN
MAR 27 1973
LIBRARIES

SCHRIFTLEITUNG:

PROF. DR. GÜNTHER NIETHAMMER

HEFT 1-4 · 23. JAHRGANG · 1972

BONN 1972

SELBSTVERLAG

Vom 23. Jahrgang, 1972, erschienen

Heft 1 (p. 1—76)	März 1972
Heft 2 (p. 77—180)	Juli 1972
Heft 3 (p. 181—288)	Oktober 1972
Heft 4 (p. 289—355)	Dezember 1972

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

317

Heft 1-4 Jahrgang 23 1972

Inhalt des 23. Jahrganges:

Seite

Prof. Dr. Ernst von Lehmann, 60. Geburtstag ... 1

Prof. Dr. Adolf von Jordans 80 Jahre ... 77

Prof. Dr. Martin Eisentraut 70 Jahre ... 289

Akkermann, R.: Süßwassermuscheln als tierische Zukost des Bisam, *Ondatra zibethica* ... 61

Bieber, H.: Über Wirkung und Erbgang gelbverstärkender Faktoren (y-Faktoren) bei wild- und lohfarbigen Hauskaninchen ... 317

Darewski, I. S.: Zur Verbreitung einiger Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei ... 347

Engels, H.: Kleinsäuger aus Portugal ... 79

Geraets, A.: Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus* .. 181

Kinzelbach, R.: Zur Verbreitung und Ökologie des Süßwasser-Strandflohs *Orchestia cavimana* Heller, 1865 (Crustacea: Amphipoda, Talitridae) 267

Klockenhoff, H.: Zur Taxonomie der auf der Salvadorikrähe *Corvus orru* lebenden Mallophagen-Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 ... 253

Knecht, S., und U. Scheer: Die Liste der Vogelarten von St. Miguel (Azoren) des Gaspar Fructuoso († 1591) ... 66

Kunkel, H.: Die Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera) ... 161

Lauterbach, K.-E.: Beschreibung zweier neuer europäischer Inocelliiden (Insecta, Raphidioptera), zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Kamelhalsfliegen ... 219

Lüling, K. H.: *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Poeciliinae) und seine Begleitfische in der Provinz Buenos Aires, Argentinien ... 152

Martens, J.: Brutverbreitung paläarktischer Vögel im Nepal-Himalaja 95

Niethammer, J.: Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen ... 49

— Zur Taxonomie und Biologie der Kurzohrmaus ... 290

Poley, D.: Kampf- und Kontaktverhalten bei Kolibris ... 197

Roer, H.: Zur Bestandsentwicklung der Kleinen Hufeisennase (Chiroptera, Mam.) im westlichen Mitteleuropa ... 325

Sauer, E. G. F.: Ratite Eggshells and Phylogenetic Questions ... 3

— Schutzmaßnahmen zur Erhaltung der Primaten ... 352

Seite

Scheer, U.: (Siehe S. Knecht)

Schmidt, U.: Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter 310

Verbeek, B.: Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen 122

Wolters, H. E.: Aus der ornithologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig. II. 87

Zippelius, H.-M.: Zur Brutbiologie des Pirols *(Oriolus oriolus)* 338

Buchbesprechungen 70, 179, 283, 355

Verzeichnis der Neubeschreibungen des laufenden Jahrganges

Aves

Cosmospina subg. nov., Wolters 87

Hypargos niveoguttatus baddeleyi subsp. nov., Wolters 89

Insecta

Fibla elkeweimerae spec. nov., Lauterbach 225

Fibla pyrenaea spec. nov., Lauterbach 220

Myrsidea cecilae spec. nov., Klockenhoff 254

Myrsidea cecilae insularis subsp. nov., Klockenhoff 257

Myrsidea novabritannica spec. nov., Klockenhoff 263

Myrsidea schizotergum spec. nov., Klockenhoff 258

Myrsidea schizotergum arafura subsp. nov., Klockenhoff 261

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:

PROF. DR. GÜNTHER NIETHAMMER

HEFT 1 · 23. JAHRGANG · 1972

BONN 1972

SELBSTVERLAG

JUN 7 1972

Bonn. zool. Beitr.
Heft 1 23/1972

Ausgegeben im März 1972

Die Zeitschrift **„Bonner Zoologische Beiträge"** ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 6,25 DM je Heft bzw. 25,— DM je Jahrgang (zuzügl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen **bei Vorausbestellung** für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 0,65 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,00 DM; bis 30 S. 1,50 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 0,60 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,00 DM; bis 30 S. 1,20 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,55 DM je Exempl.; bis 20 S. 0,90 DM; bis 30 S. 1,10 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 23, Heft 1, 1972

Seite

Prof. von Lehmann, 60. Geburtstag 1
SAUER, E. G. F.: Ratite Eggshells and Phylogenetic Questions 3
NIETHAMMER, J.: Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen 49
AKKERMANN, R.: Süßwassermuscheln als tierische Zukost des Bisam, *Ondatra zibethica* 61
KNECHT, S., und U. SCHEER: Die Liste der Vogelarten von S. Miguel/Azoren des Gaspar Fructuoso († 1591) 66
Buchbesprechungen 70

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 1 Jahrgang 23 1972

Am 27. Februar 1972 vollendete

Herr Prof. Dr. Ernst von Lehmann

sein 60. Lebensjahr.

Kollegen und Mitarbeiter möchten ihn dazu sehr
herzlich beglückwünschen.

Seit 1953 gehört der Jubilar, zunächst als Stipendiat, seit 1958 als wissenschaftlicher Angestellter zum Mitarbeiterstab unseres Institutes. Er hat sich um die Fortentwicklung der Säugetierabteilung besondere Verdienste erworben. Die Sammlungen verdanken seiner unermüdlichen Tätigkeit reiche und wertvolle Zugänge, die er in seiner rheinischen Wahlheimat, darüber hinaus aber auch auf seinen zahlreichen Forschungsreisen in die Mittelmeerländer zusammenbringen konnte. In einer großen Zahl wissenschaftlicher Veröffentlichungen legte er die Ergebnisse seiner Untersuchungen und Beobachtungen nieder.

Wir wünschen Herrn Prof. von Lehmann weiterhin Gesundheit und uneingeschränkte Schaffenskraft.

M. Eisentraut

Ratite Eggshells and Phylogenetic Questions

E. G. FRANZ SAUER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

The questions of the origin and the affinities of the ratite birds "have caused more controversy among ornithologists and anatomists than any other problem in avian classification" (Bock, 1963). The proponents of a polyphyletic origin are confronted with new and substantial evidence to the contrary. Bock (1963) showed that homologous cranial structures justify the grouping of the ratites as a "single taxonomic unit". Meise (1963) listed ethological evidence for the monophyly of the ratites. Parkes and Clark (1966) found that ratites and tinamous singularly share a conformation of the rhamphotheca which they attribute to a monophyletic origin rather than to convergence.

In discussions about the origin of the Old World ratites I heard the opinion strongly advocated that the Malagasy Aepyornithidae or elephant birds were not directly or closely related to the ratites on the African continent but had an isolated insular origin, which might have happened similarly in other giant flightless birds in other parts of the world. Uncertain geological evidence was commonly mentioned in support of these speculations: Madagascar had been separated from the African continent much too long, and no land-bridge had existed at the right time to account for an immigration of this island by flightless birds. Madagascar is separated from the African mainland by more than 400 km of ocean. This separation is thought to date from Mesozoic times, which ended about 60 million years ago. If the ancestral aepyornithid birds were flightless when they reached the region of the present day Madagascar, they could have reached it on foot in late Cretaceous times. However, Madagascar may have become separated in the Oligocene. Hence early Tertiary terrestrial species could have invaded it.

My inquiry into the phyletic system of the Old World ratites is based on comparative studies of eggshells (Sauer, 1966, 68, 69). Originally I meant to trace some questions on the origin and species succession within the Struthionidae. But the studies yielded also information beyond the family range. Certain eggshells from outside Madagascar showed features otherwise typically associated with the shells of aepyornithid rather than struthionid eggs. In fact I traced "aepyornithoid" eggshells to Punjab and Inner Mongolia. My search gained new momentum when Peter Rothe (1964) uncovered his original find of ratite eggshells from Lanzarote, one of the eastern Canary Islands.

On the following pages I shall describe the pore patterns and associated structures that characterize the eggshells of the families Struthionidae and Aepyornithidae. Then I shall attempt to clarify some questions concerning the Lanzarote finds and a number of earlier collections from Asia. If we can trust morphological evidence, and I see no reason why the morphology of ratite eggshells should not be used as a reliable means of classification, then the Struthionidae and Aepyornithidae must have more in common than is known to date.

Acknowledgments

Colleagues and institutions provided help, advice, and collections that made this study possible. I am grateful to P. Brodkorb, University of Florida; A. J. Charig, British Museum (Natural History); E. H. Colbert, Museum of Northern Arizona, formerly American Museum of Natural History; C. P. Holton, American Museum of Natural History; L. Marden, National Geographic Society; E. Mayr, Museum of Comparative Zoology; P. Rothe, University of Heidelberg; A. Wetmore, Smithsonian Institution, U. S. National Museum; and to my wife Eleonore M. Sauer.

The scanning electron microscope was made available through Prof. H. K. Erben, Department of Paleontology, University of Bonn, and operated by Mrs. M. Leipelt who also prepared the specimens.

Financial aid was provided from the National Science Foundation, Washington, D. C. (Grant GB-5077), from the University of Florida, and from the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig.

Abbreviations

AMNH	The American Museum of Natural History, New York
BMNH	British Museum (Natural History), London
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts
SEM	Scanning Electron Microscope (Stereoscan, Cambridge Instrument Company, Ltd.) at the Department of Paleontology, University of Bonn

"type A" eggshells = aepyornithoid (explanation p. 22)
"type S" eggshells = struthious

The Pore Pattern of Struthionid Eggshells

The use of avian eggshells in systematics was introduced in the last century through the pioneering work of Landois, Blasius, and W. v. Nathusius (see Sauer, 1966). Schönwetter (1927) based the subspecific classification of the recent ostriches, except *Struthio camelus syriacus,* on differences in the pore pattern of their eggshells (Fig. 1). He showed that these features are subspecifically distinct. The shells of two subspecies possess tiny circular pore openings which are solitary and scattered diffusely *(S. c. camelus)* or grouped with irregular grooves *(S. c. spatzi)*. These pores and grooves are so small that they are invisible to the naked eye. In the other races the eggshell surfaces show visible pits in which the pore canals open through multiple circular pores and irregular grooves that form more or less distinct patterns *(S. c. australis, S. c. massaicus, S. c. molybdophanes)*.

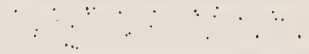
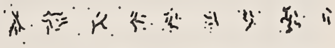
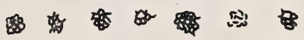
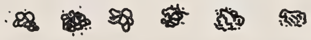
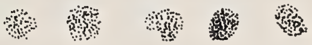
Struthio c.	pattern	n/cm^2	∅ mm	pores and grooves ⊢—⊣ 1 mm
1 camelus	single pores	100	.02-.03	
2 spatzi	groups of pores + grooves	70 2	.01-.02 .5	
3 australis	reticulate grooves	12	.5	
4 massaicus	composite of 3 & 5	8	.8	
5 molyb-dophanes	clusters of 30-70 pores	10	1.0	

Fig. 1 Pore patterns of struthious eggshells after Schönwetter (1927). n number and ∅ diameter of solitary pores and pore pits, respectively.

Porenmuster der Eierschalen rezenter Strauße nach Schönwetter (1927); n Anzahl und ∅ Durchmesser der Nadelstichporen oder, wo vorhanden, der Porenhaufen.

Schönwetter laid a sound foundation for a system that identifies subspecies of the recent ostriches according to the pore patterns of their eggshells, but his findings must be supplemented. Although he partly depicts it, he does not mention that the tiny circular pore openings in the smooth-surfaced shell from *S. c. camelus* occur not only as solitary pores in diffuse distribution but also typically in small groups and rows of mostly two and three, or occasionally a few more openings. Also the subspecific occurrence of the circular pores and the variation in the pattern of the pore grooves are greater than indicated by Schönwetter. Eggshells of *S. c. australis*, for example, may show patterns that Schönwetter restricts to *S. c. spatzi* and *S. c. massaicus*.

A few remarks will clarify the features of the pore canals known from struthionid eggshells (Fig. 2). The diagram is a composite as regards the pore canal morphology; however the shell layers are drawn from a single piece of *S. c. australis* eggshell. The pore canals extend from between the tops of the mammillae through the spongiosa and the two cuticular layers to the outer surface of the shell. They are either unbranched or branched. The unbranched ducts may be solitary or grouped; in the latter case they are aligned parallel (Fig. 2) or first diverging and then converging as they penetrate to the surface. Occasionally two parallel canals may fuse in the outer spongy layer and form a common duct the shape of a figure-eight in cross-section (Fig. 3 c). The branches of a pore canal form a well-defined canal system. In addition to the canal type shown in the scheme, a canal may branch at different depths, even close to its base near the mammillary layer.

The pore canals open through circular or oval pores either directly on the smooth surface of the shell or in grooves that are irregular in shape

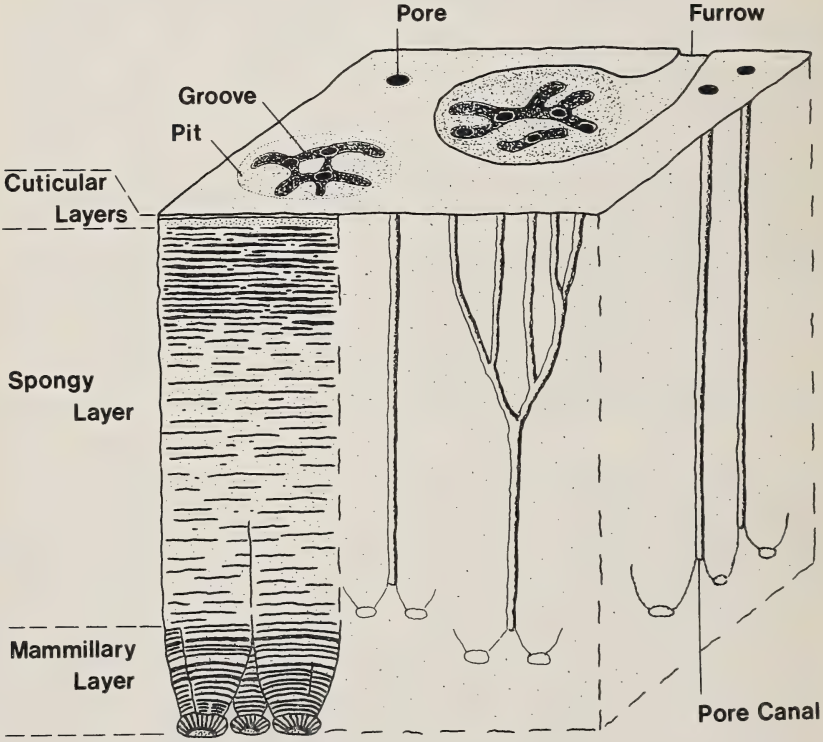


Fig. 2. Scheme of the struthionid pore canal systems and eggshell layers. Further information in the text.

Schema des struthioniden Porenkanalsystems und des Aufbaues der Eischale. Erklärungen: Pit = Grube, groove = Rille, pore = Pore, furrow = Furche, pore canal = Porenkanal; cuticular layers = Cuticularschichten, spongy layer = Spongin-schicht, mammillary layer = Mammillarschicht.

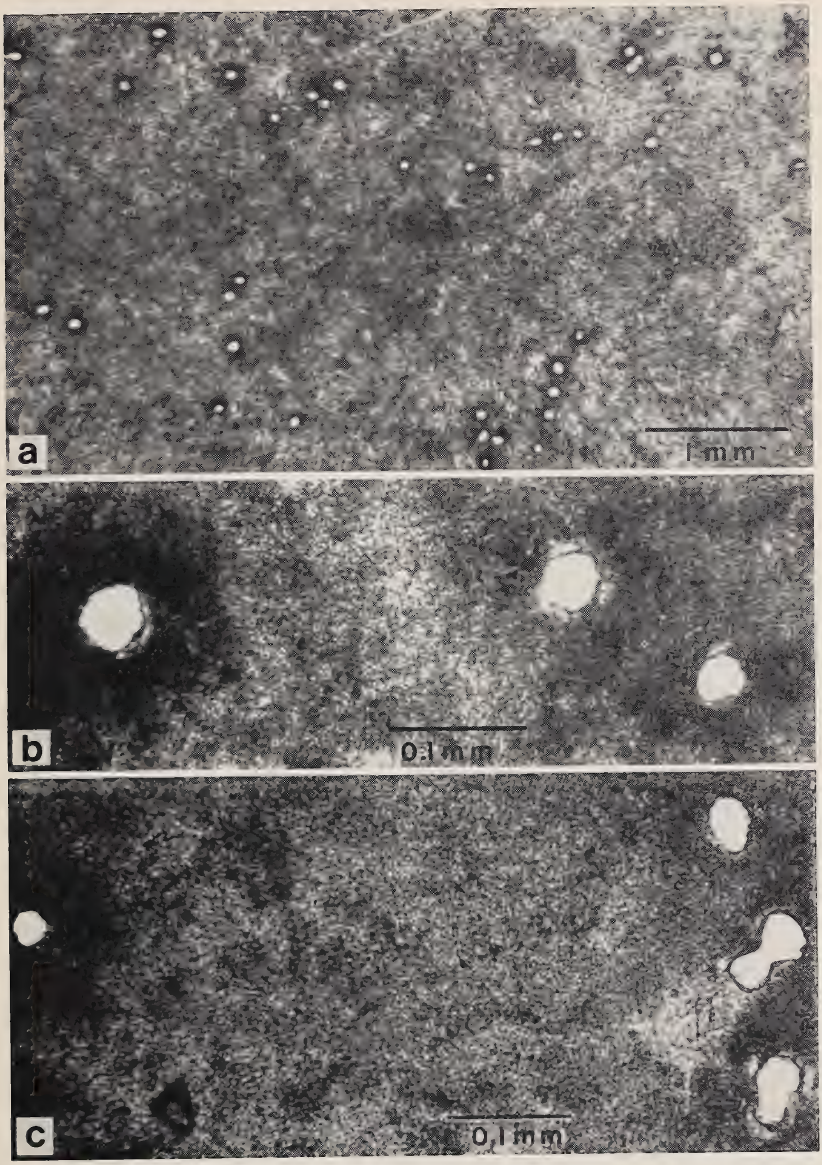


Fig. 3. Pore pattern of a *S. c. camelus* eggshell (BMNH, No. A 2173) revealed in a tangential section through the outer part of the spongy layer; a) distribution, b, c) enlarged solitary and fused pores.

Porenmuster einer Eischale von *S. c. camelus*, dargestellt anhand eines Dünnschliffes tangential durch die äußere Sponginschicht; a) Verteilung, b, c) Vergrößerung solitärer und verschmolzener Nadelstichporen.

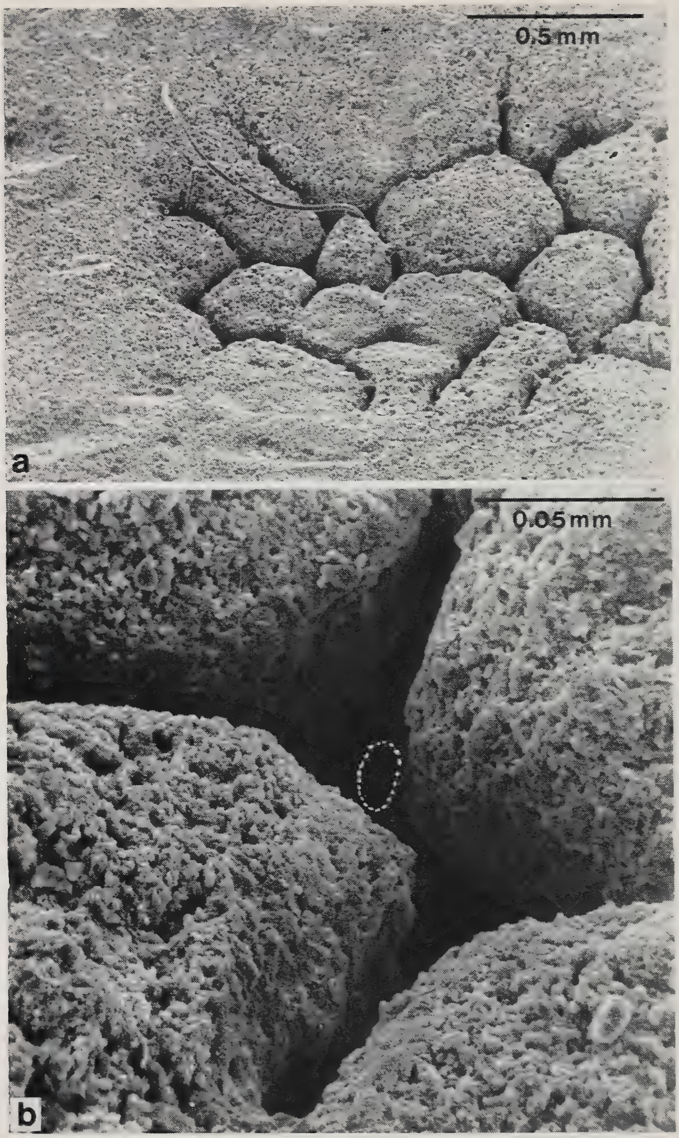


Fig. 4. Pore grooves of a *S. oshanai* eggshell seen in SEM-micrograph; a) pit with grooves arranged in a rosette pattern, b) enlarged section with pore opening (marked with dotted line) at the bottom of the groove.

Porenrillen einer Eischale von *S. oshanai* in einer Aufnahme mit dem Raster-Elektronenmikroskop (REM); a) Grube mit Porenrillen in rosettenförmiger Anordnung, b) vergrößertes Teilbild mit einer Porenöffnung (gestrichelte Hilfslinie) am Boden der Porenrille.

and frequently branched. The pattern of the grooves varies from simple to complex. It can be described as irregular, reticulate, and rosette. According to Schönwetter (1927) the pore grooves of *S. c. spatzi* are located right in the smooth surface of the shell. In the other struthionids they are commonly arranged in pits. The pits may be deepened into furrows which connect two or several neighboring pits. The pore pits are mostly scattered diffusely over the shell surface; here and there they can be variously arranged in loose clusters or lined up in irregular rows.

Examples of the patterns of circular pore openings in the smooth shell surface and in grooves illustrate the struthionid systems. The pictures of the Asiatic eggshells (Figs. 5, 6, 23 and 24) and of the Lanzarote eggshells of the "type S" (Figs. 14, 15) present the typical surface pattern of irregularly distributed circular pore openings that corresponds closely with that of a *S. c. camelus* eggshell. The pattern of the latter is shown in a traditional way by a thin section through the outermost part of the spongy layer which reflects the distribution and shape of the pores on the shell surface (Fig. 3). The scattered pores are solitary or arranged in short rows and groups of two to five. The ducts are mostly circular in shape; occasionally two are fused into one forming a common passage the shape of a figure-eight in cross-section.

The pore pit of a shell from the fossil Oshana Ostrich, *S. oshanai*, provides an excellent example of the grooved struthionid eggshell (Fig. 4). The grooves form a rosette pattern. Located in their depth are the openings of the circular pore canals.

In order to present a sufficiently comprehensive picture of the known struthionid eggshells, I refer the reader also to the typically struthious *"Psammornis"* eggshells (see Sauer, 1969) with their fine needle-point pores. The same pore pattern is also revealed in those eggs which are collectively attributed to the Pliocene-Pleistocene genus *"Struthiolithus"* (Figs. 5, 6). Actually there is no need to separate these specimens from the genus *Struthio*. The pore pattern is not the same in all specimens correctly or incorrectly labeled *"Struthiolithus"*. However, the pattern of the typical shells compares well with that of the *S. c. camelus* eggshell. Circular pore openings reach the smooth surface of the shell and form an irregular pattern of distribution. Many of the *"Struthiolithus"* eggs from Pleistocene times were recovered unbroken. Their shape is convincingly struthious (Sauer, 1968). Most of the egg surfaces are affected by erosion, which enlarged and even obscured the pores in various ways (Figs. 5, 6). These effects are illustrated to point out that erosion does not create a pattern that might resemble a type of eggshell which I categorize as aepyornithid or aepyornithoid.

Aside from the typical *"Struthiolithus"* eggshells there are collections of shell fragments which the collectors firmly or questionably labeled

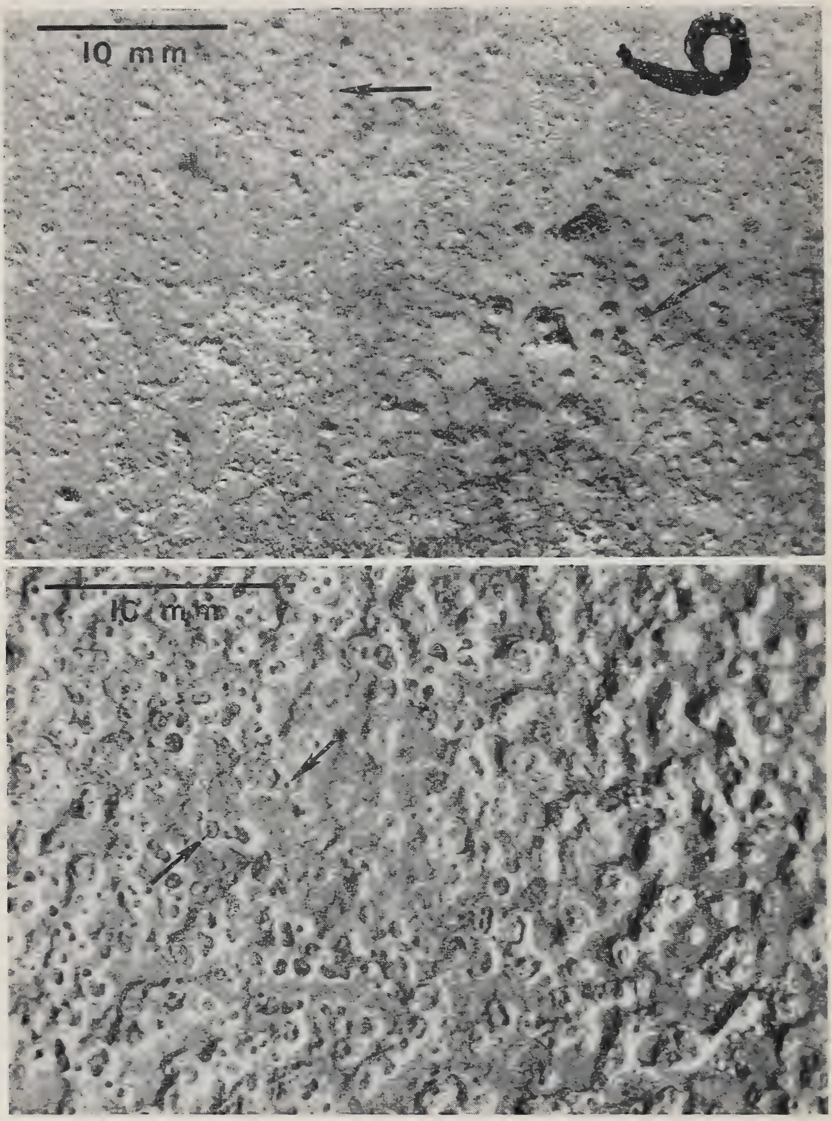


Fig. 5. Pattern of needle-point pores of a "*Struthiolithus*" egg from Pleistocene loess deposits of north China (AMNH, No. 6688); partial views of the whole eggshell with a) slightly, b) heavily eroded surface. Arrows in Figures 5 and 6 point out some representative pores of the obscured pore pattern.

Nadelstichporen eines „*Struthiolithus*"-Eies aus pleistozänen Lößablagerungen in Nordchina; Teilansicht des Eies mit a) leicht und b) stark erodierter Oberfläche. Die Pfeile in den Abbildungen 5 und 6 erleichtern das Auffinden einiger typischer Poren.

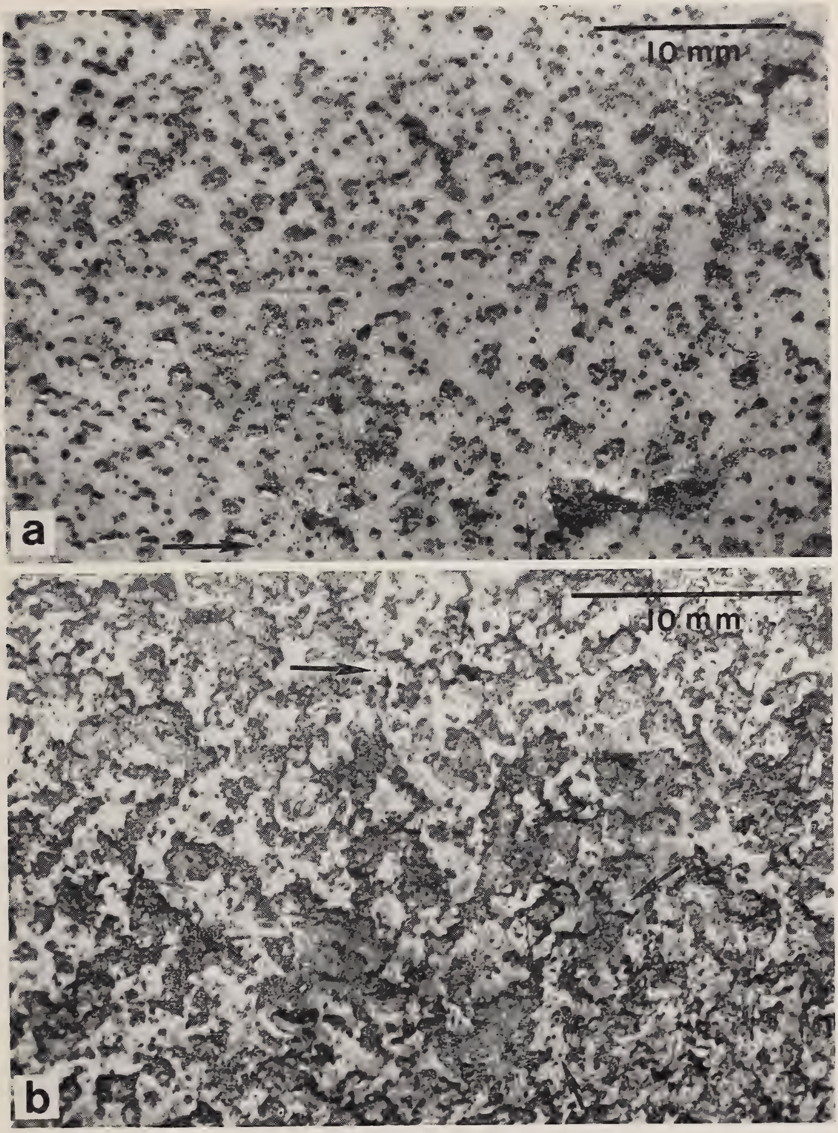


Fig. 6. Pattern of needle-point pores of a "*Struthiolithus*" egg from the Pleistocene of "Honan or Shantung, China" (AMNH, No. 6815), a) slightly, b) heavily obscured by erosion.

Nadelstichporen eines „*Struthiolithus*"-Eies aus pleistozänen Lößablagerungen von Honan oder Shantung, China; a) leicht, b) stark erodierte Schalenoberfläche.

"Struthiolithus". It will be pointed out that not all of these collections are representative of the *"Struthiolithus"* type eggshell (p. 24 ff.).

Pore Patterns of Aepyornithid Eggshells from Madagascar

The morphologically conspicuous feature of aepyornithid eggshells is the alignment of the linear, here and there bent and forked pore grooves, the short "dagger-point" or "comma" pores, and the oval "sting" pores. They are predominantly oriented parallel to one another and to the longitudinal axis of the egg (Figs. 7—9). Some eggs in which the short dagger-point and sting pores prevail, may have some areas in which the pore openings form localized diffuse or "whirlpool" patterns. This occurs particularly on the poles of the eggshell. As the shape of the pores remains unmistakably distinct, and as the pattern of parallel alignment of the pore openings is preserved in other parts of the same egg, it can still be recognized as aepyornithid.

It is the pronounced linear pattern that marks the aepyornithid eggshells as unmistakingly different from the struthionid eggshells with their diffusely scattered micropores and the irregularly curved and frequently branched grooves.

The linear arrangement of the aepyornithid pore openings remains recognizable in the different shell types which range from those with a pronounced presence of linear grooves to those in which the number of grooves is variously reduced in favor of the short dagger-point and sting pores. Additional family-specific features are mentioned below. The material which is discussed and compared here comes from different sites on Madagascar and varies in age. The shell fragments from Tulear (Belalande) and Ampamalora are radiocarbon-dated, based upon the Libby half life (5570 years) for C^{14}. I obtained the dated material from Alexander Wetmore through the generosity of Louis Marden from National Geographic Society.

The *Aepyornis* shell fragment from St. Augustine, southwest Madagascar, reveals the prominence of long linear pore grooves (Fig. 7). This pattern is characteristic of many *Aepyornis* eggshells and seems to characterize one particular group of elephant birds. The piece is on the average 3.30 mm thick.

Nine pieces of eggshell from the Ampamalora locality are collectively dated 1970 ± 90 years B. P. The fragments are diverse in the type and thickness. The latter varies from 2.88 to 3.55 mm. Two pieces (3.32 mm thick) possess the pronounced long pore grooves (Fig. 8 a). The remaining fragments from different eggs are of the kind characterized by a majority of dagger-point and sting pores, many of which are strung in short longitudinal rows (Figs. 8 b, c).

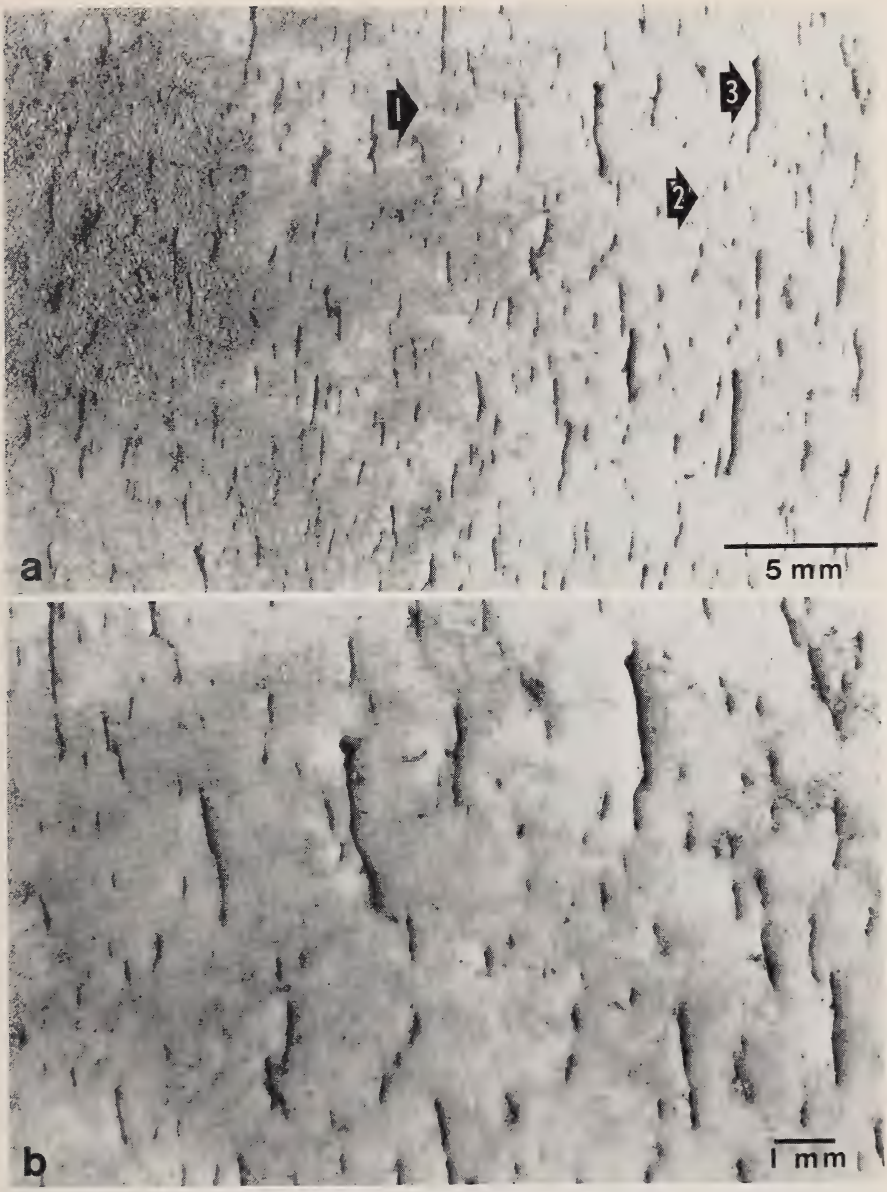


Fig. 7. Pore pattern of an *Aepyornis* eggshell from St. Augustine, southwest Madagascar, (MCZ, No. 3692). Examples of dagger-point pores (1), sting pores (2), and linear grooves (3) are marked in (a) and are easily relocated in the enlarged section (b).

Porenmuster einer *Aepyornis*-Eischale von St. Augustine, Madagaskar. Beispiele von Dolchstichporen (1), Stichporen (2) und linearen Porenrillen (3); a) Übersicht, b) Vergrößerung.

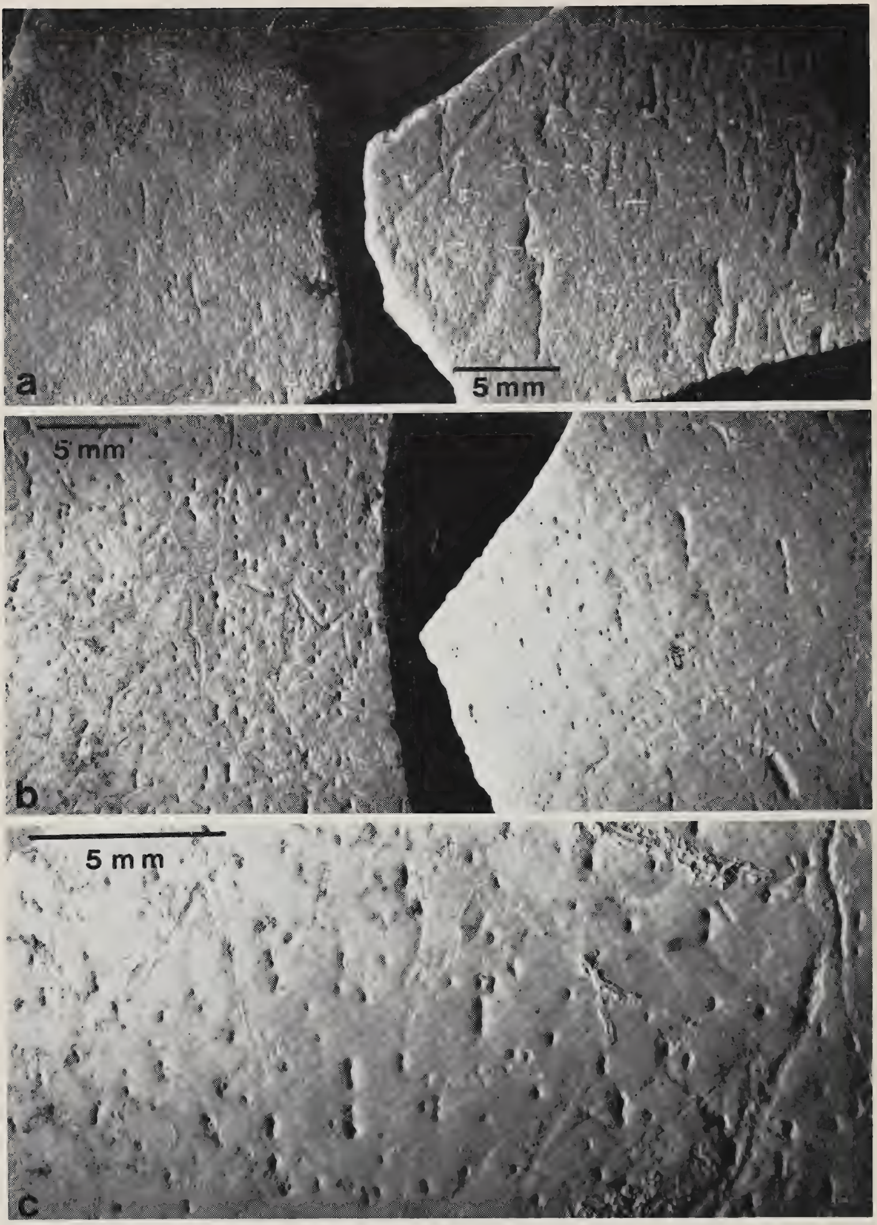


Fig. 8. Aepyornis eggshell fragments from Ampamalora, Madagascar, with majorities of a) grooved and b, c) dagger-point und sting pore openings.

Aepyornis-Eierscherben von Ampamalora, Madagaskar, mit überwiegenden a) Porenrillen, b, c) Dolchstich- und Stichporen.

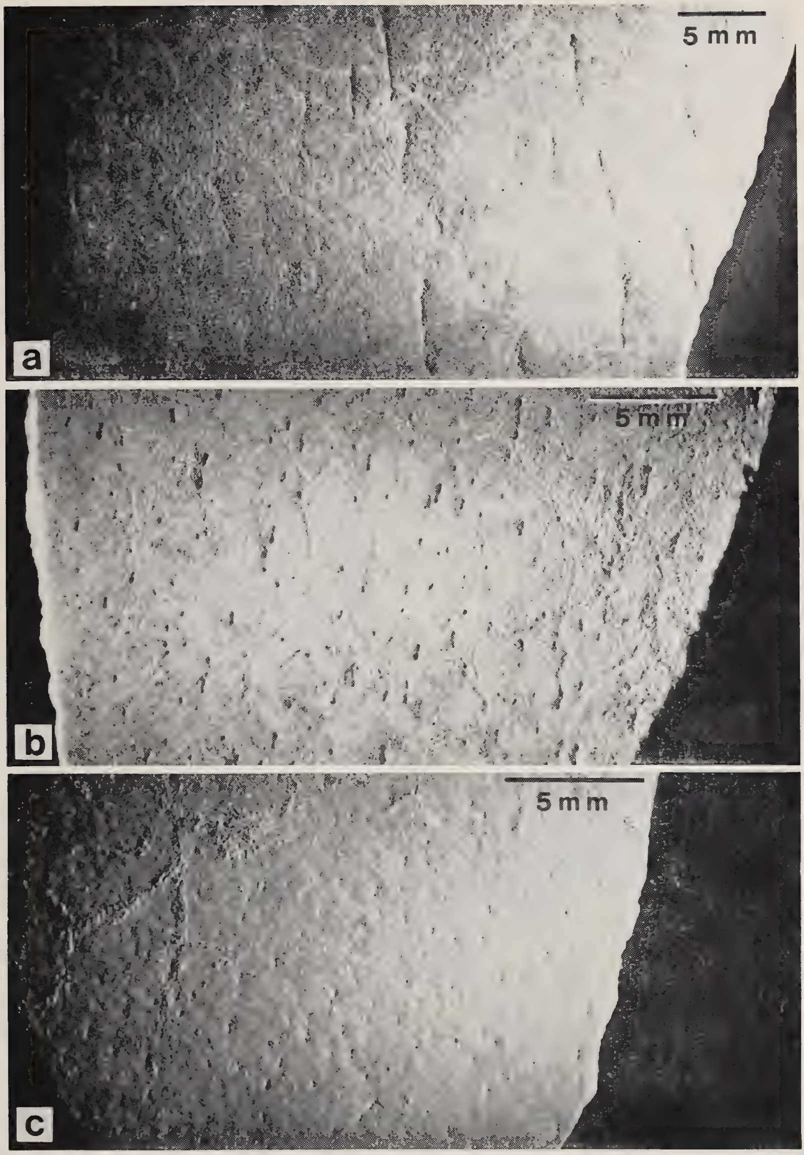


Fig. 9: Aepyornithid eggshell fragments from Tulear, Madagascar. a, b) *Aepyornis* shells with a) pronounced linear grooves and b) sting and dagger-point pore pattern. c) "*Mullerornis*" eggshell with very fine dagger-point and sting pores.

Aepyornithide Eierscherben von Tulear, Madagaskar. a, b) *Aepyornis*-Schalenfragmente mit a) überwiegenden linearen Porenrillen und b) mit Dolchstich- und Stichporen. c) "Mullerornis"-Eierscherbe mit sehr feinen Dolchstich- und Stichporen.

The equally heterogeneous shell collection from the Tulear site is dated 5210 ± 140 years B. P. Among the twelve thick fragments (3.13—4.30 mm) are again some with very long grooves (Fig. 9 a), some with shorter grooves, and others with the pronounced pattern of dagger-point and sting pores (Fig. 9 b). Of particular interest is one exceptionally thin shell fragment, averaging 1.40 mm in thickness, with very fine sting and dagger-point openings (Fig. 9 c). A. Wetmore (pers. comm.) suggested that this shell is "presumably *Mullerornis*".

The elongate shape of the dagger-point and sting pores and the general appearance of the pore openings in *Aepyornis* eggshells are shown in the SEM-micrographs (Figs. 10 and 11). Several of the pore openings are interconnected by tangentially oriented microducts. This is another aepyornithid feature and unknown in struthious eggs. Where they are present, the linear, triangular and complex patterns of these microducts between neighboring pores become very conspicuous when the shell surface is eroded (Fig. 11), or when one makes a tangential section through the outer part of the spongy layer (Fig. 12).

Furthermore, certain *Aepyornis* eggs harbor large, in part interconnected lacunae in the spongy layer (Fig. 13). This feature, whose function is still not fully understood, is also a peculiarity of the aepyornithid eggshell and is unknown in struthious eggs. The lacunae presumably aid in ventilating the particularly thick-shelled eggs of certain species of elephant birds.

In summary, the aepyornithid eggshells possess a number of family-specific and possibly species-specific properties in their pore patterns by which they can be distinguished from the struthious eggshells. It should be noted that most of the aepyornithid eggshells from Madagascar are merely attributed to the genus *Aepyornis* and not to any species.

Rothe's Discovery of Ratite Eggshells on Lanzarote

In 1963, while searching for answers about the much disputed geological origin of the Canary Islands, Peter Rothe unearthed some fossil eggshells on Lanzarote, one of the islands in the northeast corner of the Canary Islands. Rothe (1964) identified the well-preserved material as struthious and concluded that the eggs belonged to Mio-Pliocene ostriches that must have been at least closely related to the recent ostrich. He noted no similarities in eggshell structures with other ratite eggs. Two nearly completely preserved eggshells measured 15 × 12 × 7 cm (laterally compressed from pressures of the embedding matrix) and 15.0 × 11.5 cm. This places the eggs in the range and shape of struthious eggs (see Sauer, 1968). Comparably, the shell fragments were on the average 2 mm thick.

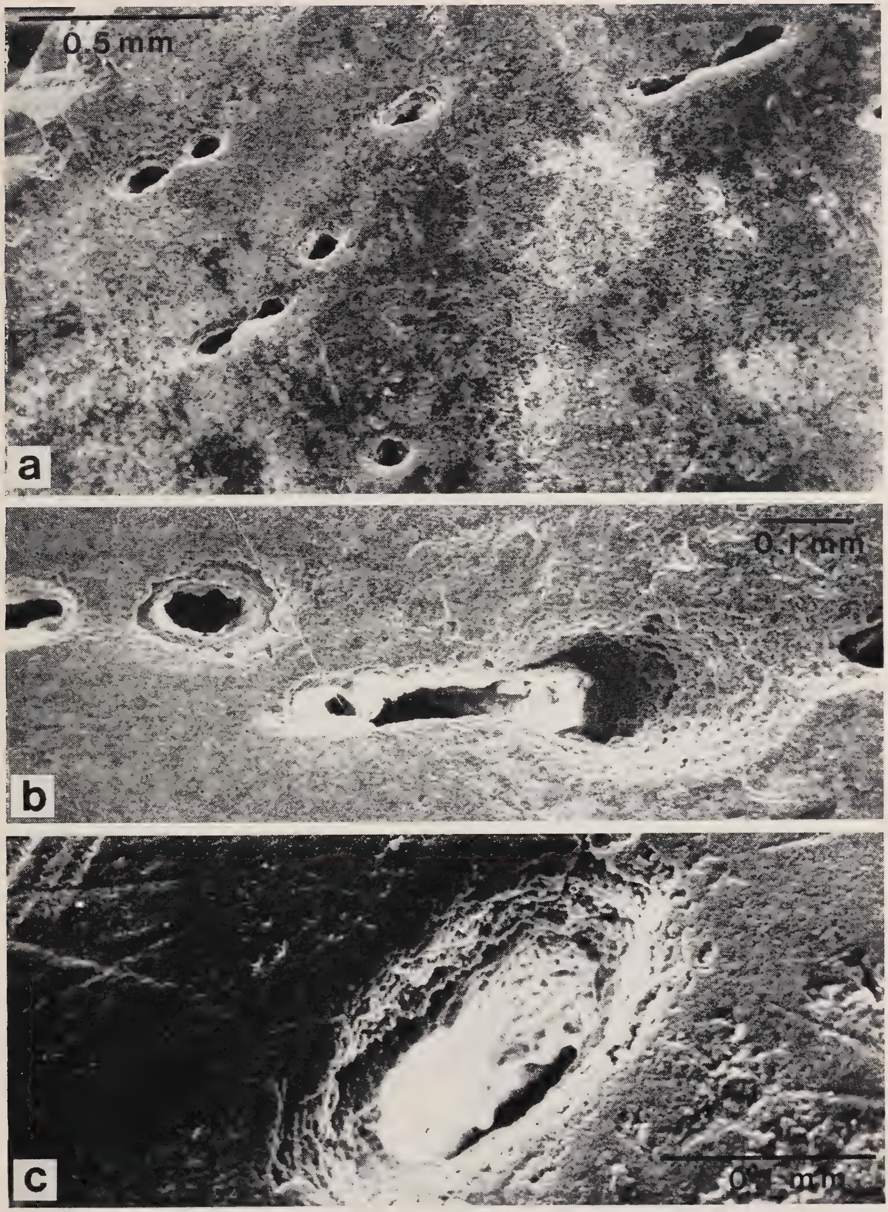


Fig. 10. Pore openings in *Aepyornis* eggshells from Ampamalora seen in SEM-micrographs; a, b) dagger-point and sting pores, c) enlarged sting pore.

Porenöffnungen von *Aepyornis*-Eierschalen von Ampamalora in REM-Aufnahmen; a, b) Dolchstich- und Stichporen, c) vergrößerte Stichpore.

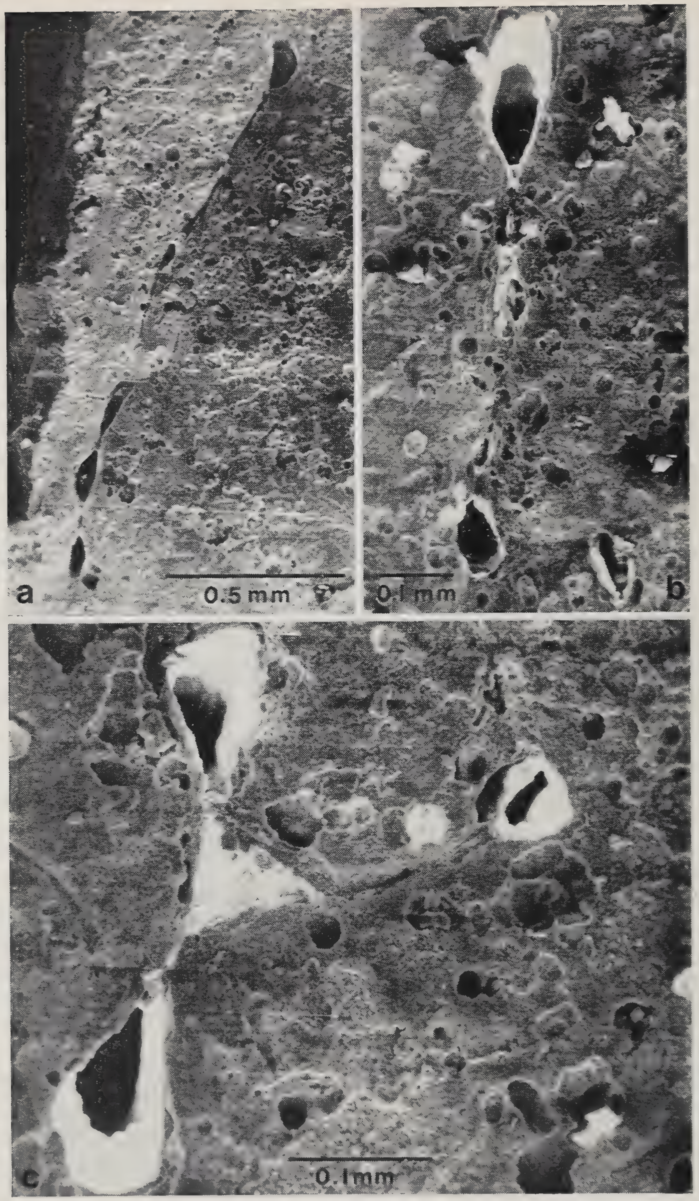


Fig. 11. Pores and interconnecting microducts in surface-eroded *Aepyornis* eggshells from Tulear; SEM-micrographs a, b) linear systems, c) triangular unit.

Poren verbunden mit Mikrokanälen dargestellt an erodierten *Aepyornis*-Eierscherben von Tulear; REM-Aufnahmen. a, b) lineare und c) trianguläre Verbindungen.

The shell remains were located in Tertiary calcareous sediments, which Rothe identified as an old land surface older than the volcanic formations below and above. The basalt above the shell-bearing sediments is aged about 12 million years, as indicated by physical dating methods. Associated with the shells were remains of terrestrial Gastropoda and nests of what were possibly mining bees related to the recent species of the genus *Anthophora.*

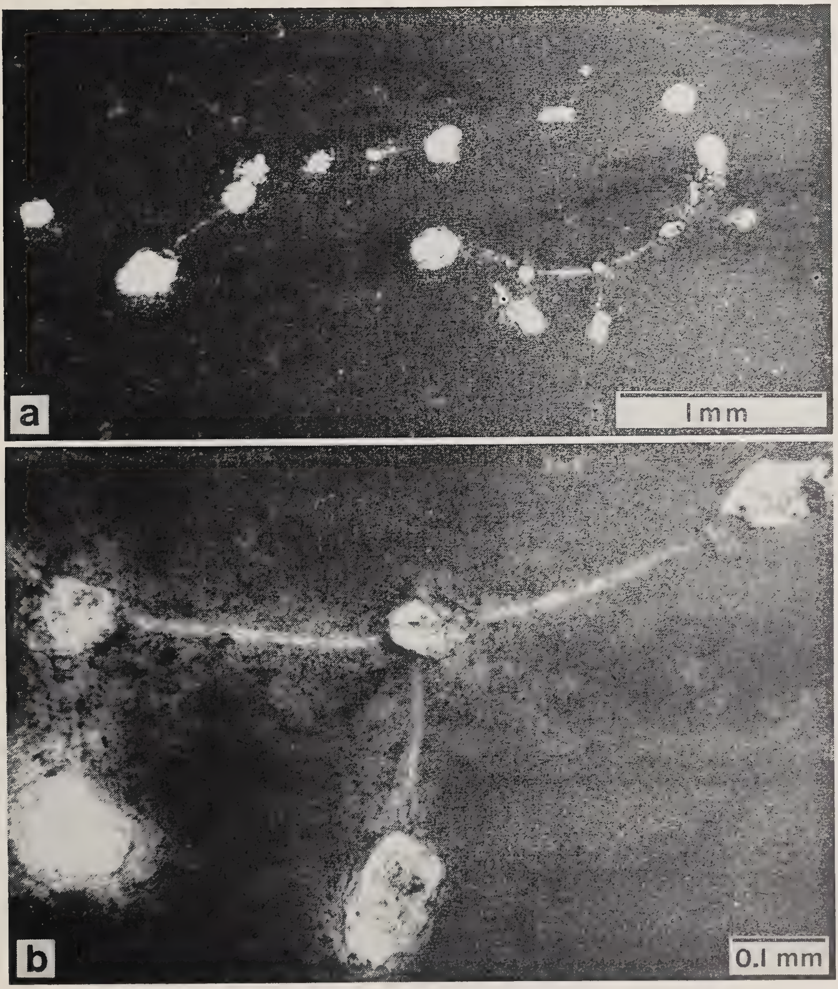


Fig. 12. Tangential section through the outer part of the spongy layer of an *Aepyornis* eggshell (BMNH, No. A 3645; slide No. 4). The pores, seen in cross-section, are interconnected by microducts

Tangentialschliff der äußeren Sponginschicht einer *Aepyornis*-Eierscherbe zur Darstellung des durch Mikrokanäle verbundenen Porensystems.

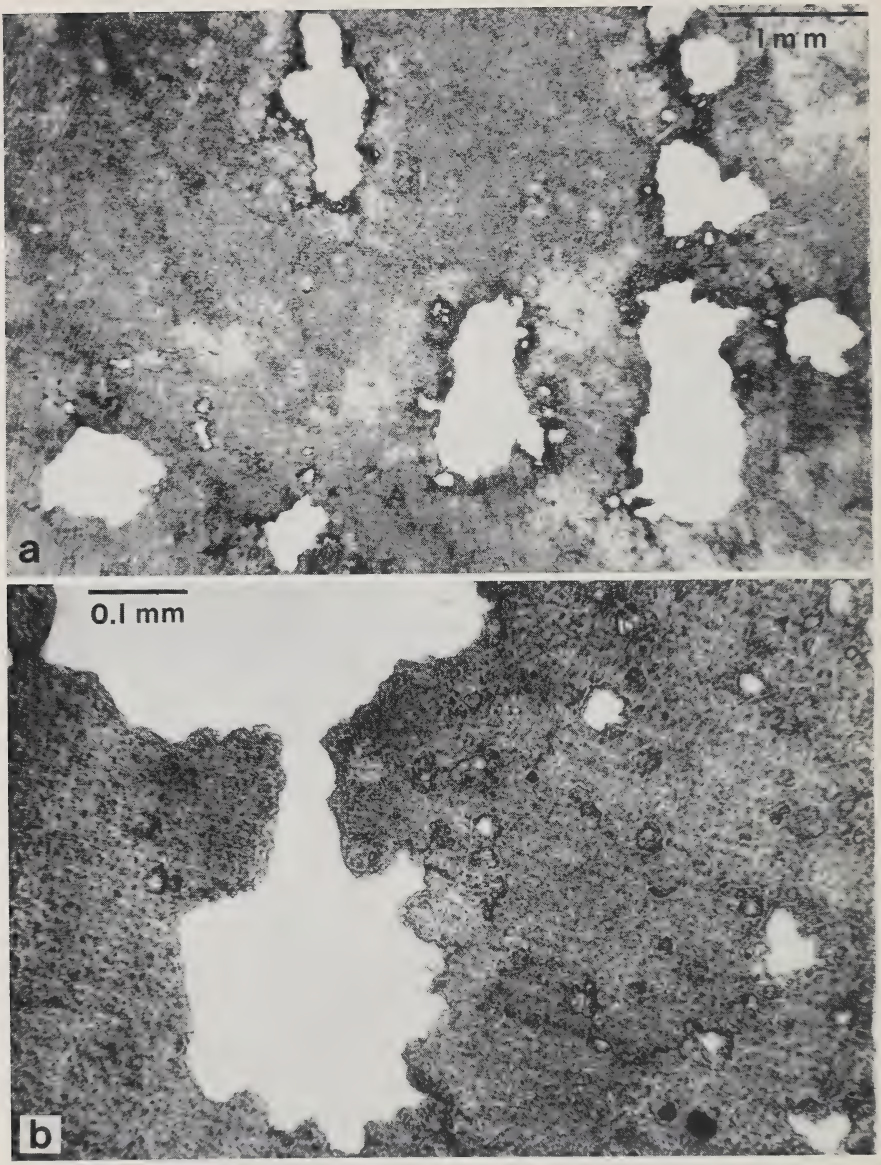


Fig. 13. Tangential sections through the spongy layer of an *Aepyornis* eggshell with lacunae (BMNH, No. A 3645; slide No. 5).

Tangentialschliff der äußeren Sponginschicht einer *Aepyornis*-Eierscherbe mit Lakunen.

Based on the dating and structure of the geological formations, Rothe thinks his find of struthious shells provides further evidence of an old land connection between Africa and the eastern Canary Islands. It must have still existed in the Tertiary (Rothe, 1966, 67 a, b, 68 a, b, c; Rothe and Schmincke, 1968; Evers et al., 1970). While the eastern islands of Lanzarote and Fuerteventura are underlain by the continental crust, the western Canary Islands may be oceanic in origin (Rothe and Schmincke, 1968). Dietz and Sproll (1970) suggest that the East Canaries form a microcontinent or sialic continental fragment which became detached from the African margin of what is known as the "Ifni Gap" in the Africa—North America continental drift fit (p. 43).

The Challenge of Rothe's Discovery

Rothe (1964) compared thin sections of some of his Lanzarote eggshells with corresponding shell sections made from *Struthio camelus* eggs. He found the general morphology of the spongy and mammillary layers sufficiently alike to identify the Lanzarote eggshells as struthious. There is no doubt that Rothe uncovered struthious eggshells on Lanzarote. However, the material he pictured for identification in his 1964 publication proved the ratite character of the shells and not more. In addition, he dug up shell remains in different places (below).

For these reasons I suggested further investigation to provide proof of the familial character of the Lanzarote eggshells. Rothe's reaction was swift and determined; he claimed to be neither an ornithologist nor a paleontologist and requested that I take over. The shipment of eggshells followed at once, and at first glance the shell fragments proved my suspicions. Years passed until I had an opportunity to investigate the two "complete" eggs in the Senckenberg Museum and in Rothe's possession, respectively.

The ratite character of the Lanzarote eggshells is sufficiently proved by Rothe (1964). The placement of the fragments into a family requires a close scrutiny of the pore system.

The Pore Patterns of the Lanzarote Eggshells

Rothe noticed eggshells distributed over most of the calcarenite horizon at the northern tip of Lanzarote and collected shell remains in Valle Chico (29° 13′ 08″ N, 9° 46′ 40″ W) and on the north slope of Valle Grande (29° 12′ 38″ N, 9° 46′ 20″ W). He collected two nearly complete eggshells and 302 shell fragments. The whole calcarenite horizon can be considered one locality. The nearest village to the east is Orzola, and the locality is situated approximately 150 km from the nearest point on the African continent.

The Lanzarote eggshells reveal two very different pore patterns. This suggests that the eggs came from at least two kinds of ratites. Presently I recognize two shell types. Judged from their pore patterns, one of them has to be attributed to a struthious species. The second pattern matches that known from *Aepyornis* eggs. I call it *"aepyornithoid"*, *i. e.* resembling the pore pattern of Malagasy aepyornithid eggs. In the following descriptions and discussions I shall label the Lanzarote shell material "type S" (struthious) and "type A" (aepyornithoid), respectively.

a) The Pore Pattern of the "Type S" Eggshells

Some of the shell remains recovered in Valle Chico and Valle Grande are of the struthious type. This includes the two "complete" eggs. All of these shells have tiny round pores, the so-called needle-point pores, which open singly and which are scattered diffusely over the shell surface. Here and there the pore openings are grouped in small assemblies of two and three (Figs. 14, 15). Some pores have become enlarged, possibly under the influence of chemical erosion.

In contrast to Moltoni's (1928) more densely pored struthious eggshells attributed to *"Psammornis"* (see Sauer, 1969), the "type S" eggs from Lanzarote have relatively few pores. Compared with the pore patterns of the recent ostrich eggs, the "type S" pattern resembles most closely that of the *S. c. camelus* egg.

Some of these fossils, including the egg in the Senckenberg collections, are blackish. The others are of a light to dark ochre. As Rothe (pers. comm.) noticed a sulfurous odor when he cut thin sections from the black shell fragments, one might assume that these eggs became fossilized either in a wet-rotten condition, or that they might have been affected by certain external volcanic events. The ochre-stained shells were probably in a dry state and clean when they became buried.

b) The Pore Pattern of the "Type A" Eggshells

Like the "type S" shell remains, Rothe sampled "type A" fragments (Figs. 16—18) in Valle Chico and Valle Grande. From the material so far collected it is not clear if these aepyornithoid eggshells belonged to one single species of bird. The pore pattern shows a variation which covers about the spectrum of variability typical of the aepyornithid eggshells from Madagascar (p. 12), most of which are not specifically identified but thought of belonging to several species. Apart from the pieces characterized by the conspicuous pattern of elongated, longitudinal pore grooves, the collections contain fragments in which the short dagger-point and sting pores prevail.

Further, the "type A" shells are not uniformly thick. Some range from 2.10 to 2.15 mm, others from 2.25 to 2.50 mm, and a third sample reaches from 2.60 to 2.90 mm. This seems more than an intraspecific range of modification.

Several shell fragments came from the equatorial region of the respective eggs. Although these shells were not more than 2.10 to 2.15 mm thick, some preliminary surface measurements with a Geneva lens measure (see method in Sauer, 1968) suggest large eggs of possibly twice the size of a full-sized egg from a present day ostrich.

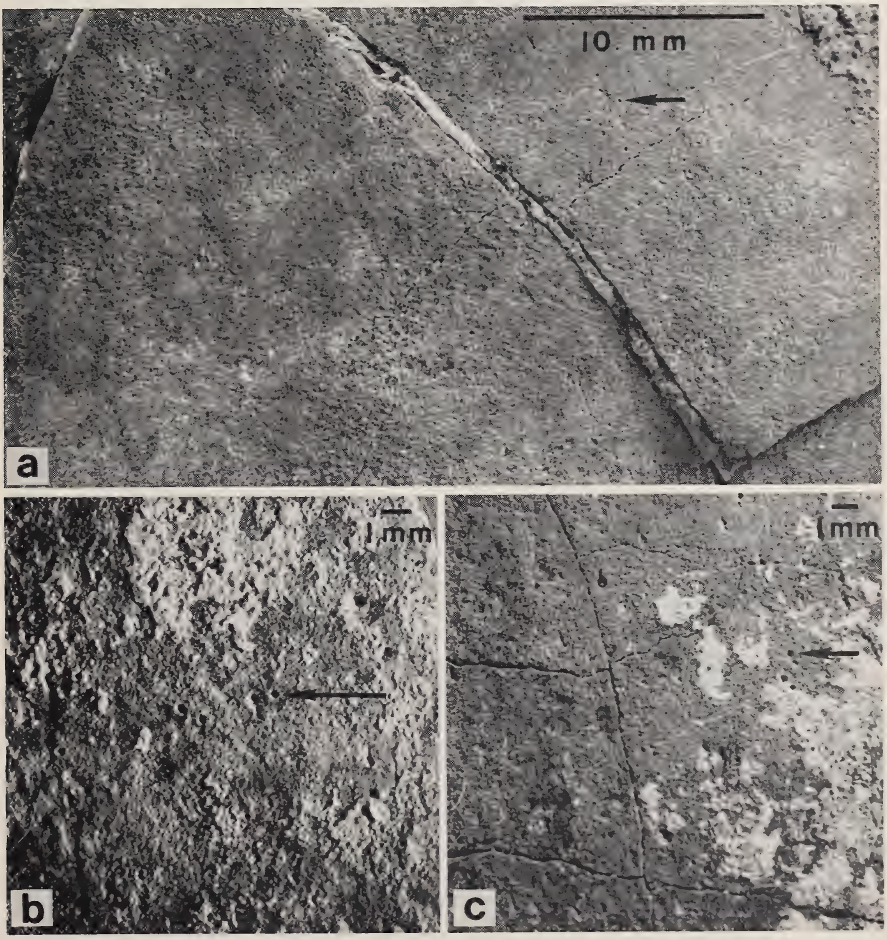


Fig. 14. Pore pattern of "type S" eggshells from Valle Grande, Lanzarote. Partial views of a, c) Rothe's complete egg and b) shell fragment, all showing the fine needle-point pores.

Porenmuster struthionider Eierscherben aus dem Valle Grande, Lanzarote (Kanarische Inseln). Die Teilansichten von a, b) Rothes vollständigem Ei und b) einem Schalenfragment zeigen die feinen, runden Nadelstichporen.

Aepyornithoid and Struthionid Eggshells from Asia

During my studies of fossil struthionid remains in the collections at the American Museum of Natural History, I came upon two samples of ratite eggshells that showed little resemblance to the known struthionid eggs.

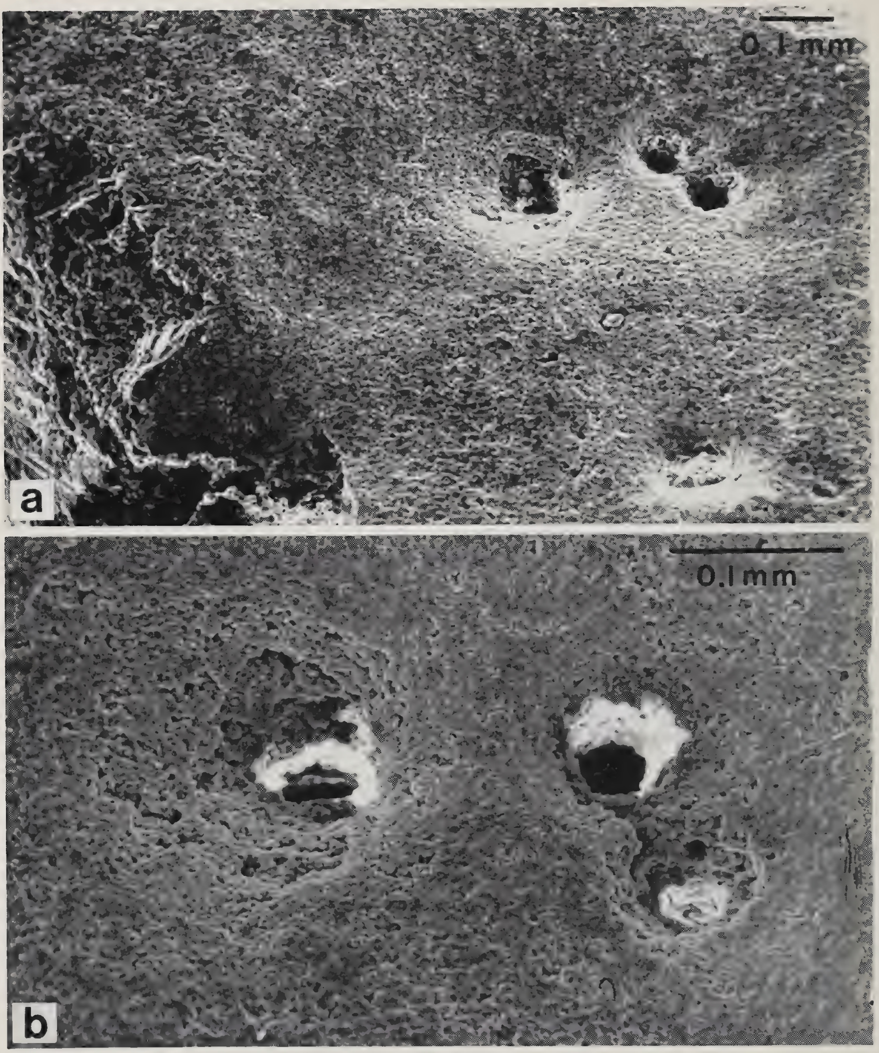


Fig. 15. Needle-point pores in a "type S" eggshell from Valle Chico, Lanzarote; SEM-micrographs. The pore at the lower right in (a) is clogged with debris.

REM-Aufnahmen von Nadelstichporen struthionider Eierscherben aus dem Valle Chico, Lanzarote.

The shell fragments revealed instead the distinct "type A" pattern of pore openings. One of these samples came from northern India and the other from Inner Mongolia. The Mongolian collections contained also some struthious shell remains and some "problem" shells.

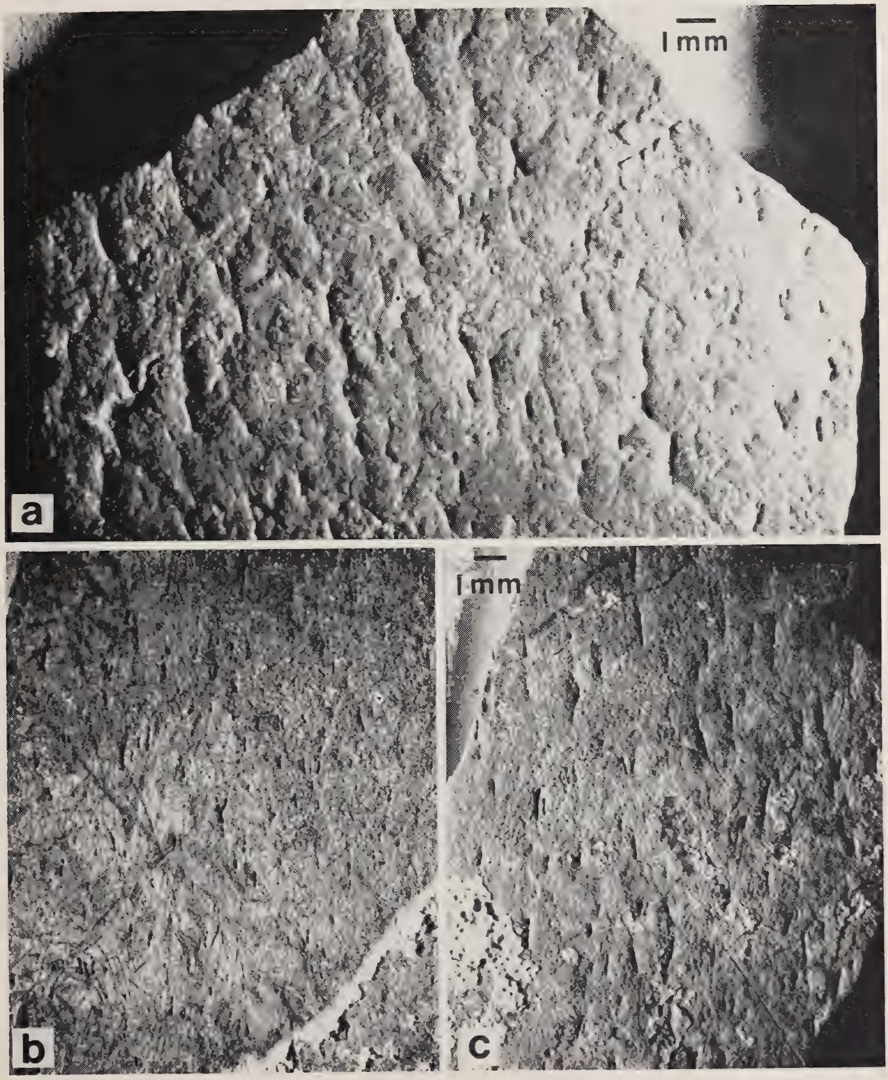


Fig. 16. Pore patterns of "type A" eggshells from Valle Grande, Lanzarote; a—c) three different fragments; b) and c) same scale.

Porenmuster aepyornithoider Eierscherben aus dem Valle Grande, Lanzarote; a—c) drei verschiedene Fragmente; b) und c) im gleichen Abbildungsmaßstab.

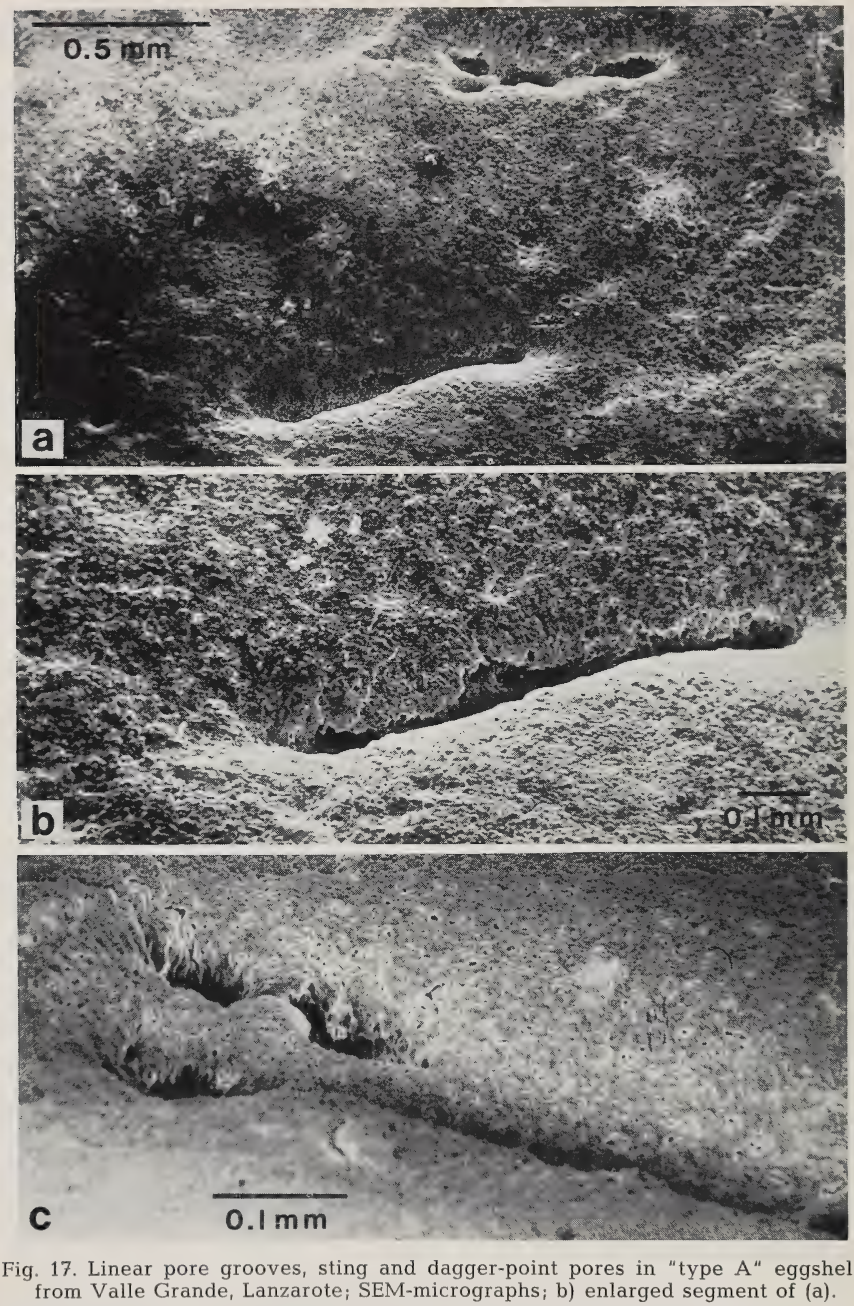


Fig. 17. Linear pore grooves, sting and dagger-point pores in "type A" eggshells from Valle Grande, Lanzarote; SEM-micrographs; b) enlarged segment of (a).

Lineare Porenrillen, Dolchstich- und Stichporen aepyornithoider Eierscherben aus dem Valle Grande, Lanzarote, in REM-Aufnahmen.

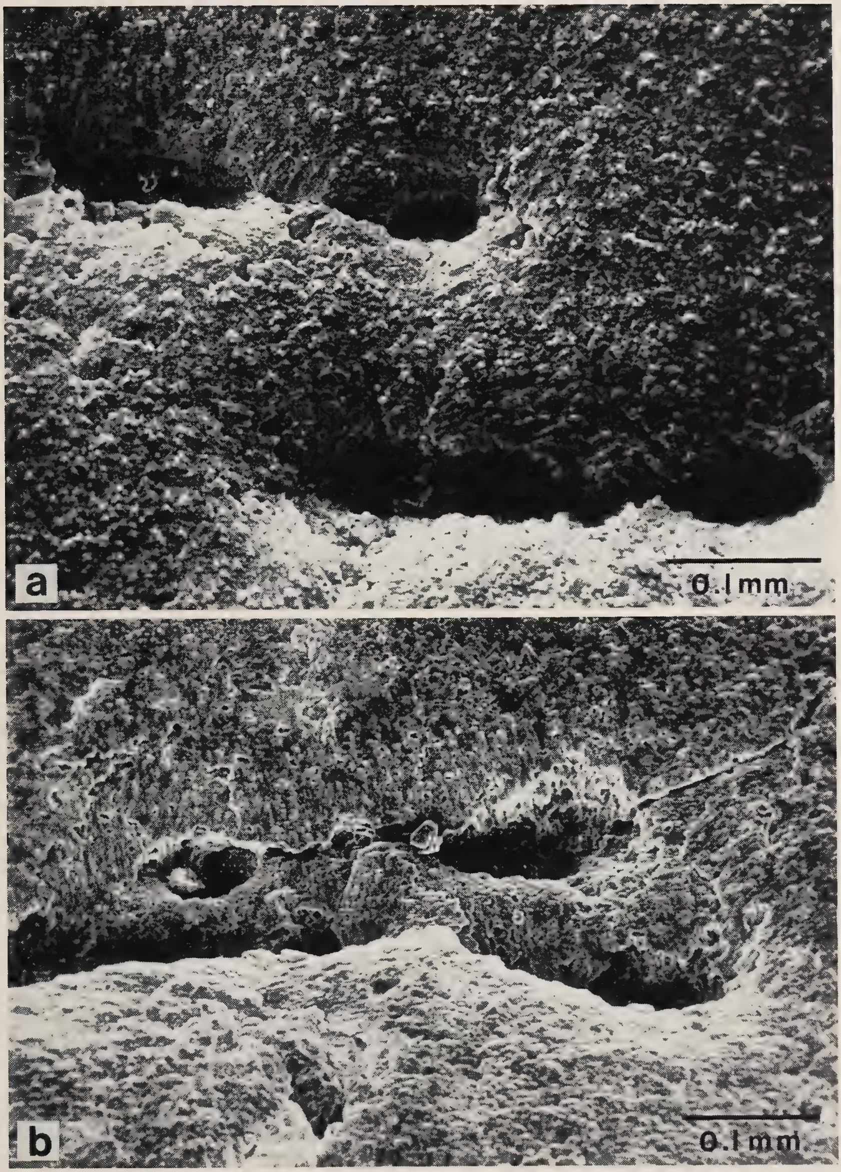


Fig. 18. Pore openings and interconnecting microducts in "type A" eggshells from Valle Grande; SEM-micrographs.

REM-Aufnahmen von Poren mit verbindenden Mikrokanälen in aepyornithoiden Eierscherben aus dem Valle Grande, Lanzarote.

In the context of this paper I shall briefly describe the Asiatic shell collections as far as they contribute to the discussion on the shell types by providing additional samples for comparison. The Eocene and Oligocene fossil-bearing strata and localities in Inner Mongolia are described by Radinsky (1964).

a) Ratite Eggshell Remains of the "Type A" from Punjab, India

The Siwalik Collection of the AMNH contains a sample of 34 well preserved eggshell fragments from Hasnot, Punjab:

AMNH No. 903, Siwalik Collection
? *Struthio*
egg-shell fragments
Horizon: Dhok Pathan
Loc. Nr. 43 C/15, Hasnot, Punjab. Aiengar, 1935.

The material appears to be uniform. The fragments are yellowish in color, and some are covered with remnants of red sand from the stratum in which they were embedded. In general their surface is smooth; several fragments are somewhat rough as a result of abrasion. The shells possess linear pore grooves which are either simple or forked and aligned parallel to one another in the direction of the polar axis of the egg (Fig. 19). Short dagger-point pores and a few sting pores are also noticeable.

By their pattern of pore openings the eggshells from Hasnot, Punjab, resemble those known from *Aepyornis* species and bear no similarity with *"Struthiolithus"* or *Struthio* eggshells. The forking of pore grooves appears slightly more pronounced than in most of the Malagasy aepyornithid eggshells and resembles most closely that of the *Aepyornis* shell from Ampamalora shown in Fig. 8 a. The shell fragments are on the average 2.76 mm thick. Some pieces are thinner than the other; 51 measurements on 15 fragments range from 2.50 to 2.90 mm.

Dr. Colbert (pers. comm.) informed me that the age of the Dhok Pathan horizon is Lower Pliocene or at least Pliocene.

b) Ratite Eggshell Fragment of the "Type A" from Camp Margetts, Inner Mongolia

Among the eggshells collected during the Third Asiatic Expedition of the AMNH is one shell fragment of the aepyornithoid type:

AMNH No. 6738: Camp Margetts, 10 miles SW 25 miles SW
Iren Dakar
Date: 1930

Camp Margetts, some 25 miles SW of Iren Dakar (syn. Iren Dabasu), is located in the Shara Murum region, Suiyan Province in Inner Mongolia,

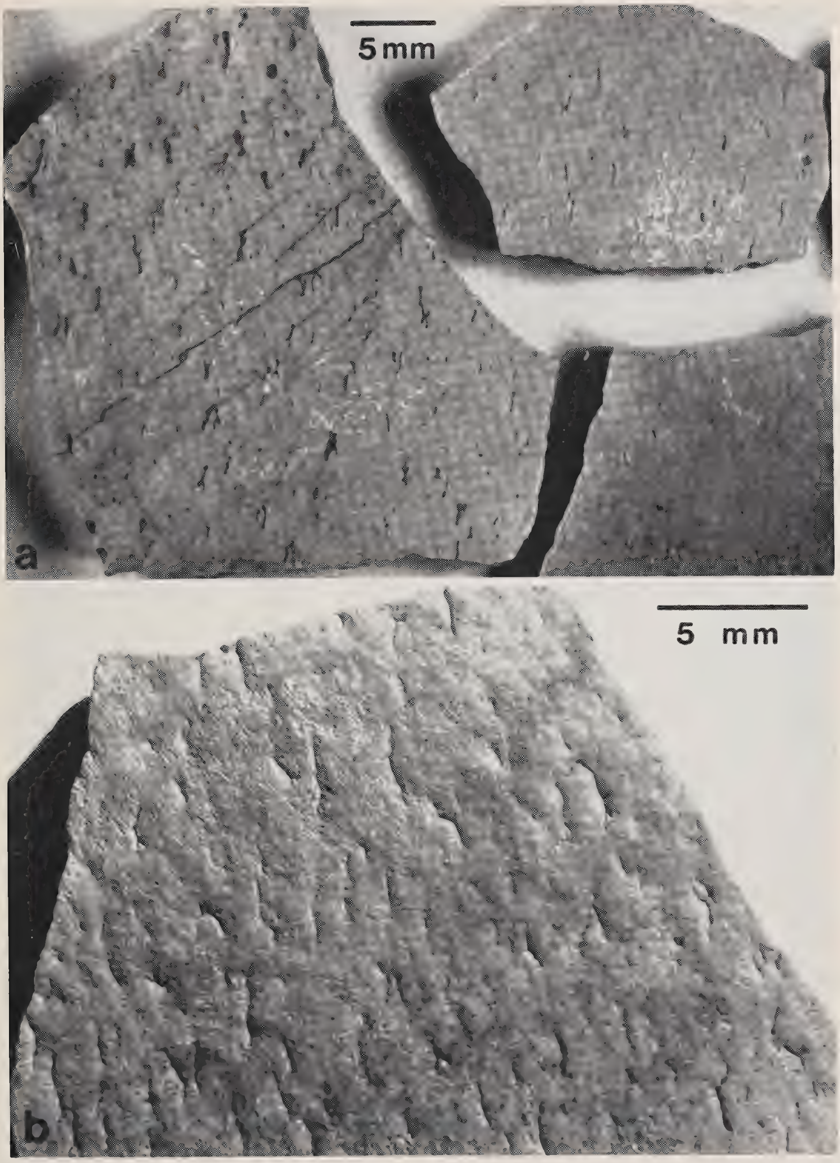


Fig. 19: "Type A" eggshell fragments from Hasnot, Punjab, Siwalik Collection of the AMNH. a) Three pieces with pore grooves, sting and dagger-point pores. b) Enlargement of piece shown at bottom right in (a).

Aepyornithoide Eierscherben von Hasnot, Punjab (Indien), aus der Siwalik Kollektion des Amerikanischen Museums für Naturgeschichte. a) Scherben mit Porenrillen, Dolchstich- und Stichporen; b) Vergrößerung.

The formation (Irdin Manha) is dated Upper Eocene; it yielded *Eogrus aeola* (Wetmore, 1934). Not far from this locality, some 40 miles SE of Iren Dabasu, is also an Upper Miocene formation (Tung Gur) from which Brodkorb (1967) described *Eogrus wetmorei*.

The yellowish fragment, covered with some reddish sand, shows the distinct pattern of parallel and forked pore grooves, as well as dagger-point and sting pores (Fig. 20). By its pattern the piece resembles the eggshells from Hasnot, Punjab, but it has fewer pore openings than these and it is only 2.20 mm thick.

c) Problem Collections from Inner Mongolia

Two of the shell collections gathered during the Asiatic Expeditions of the AMNH may be heterogeneous. Also the determination of the locality and horizon leaves much to be desired. Therefore, no attempt is made at present to unravel these collections. With further clarification and comparative studies, these shells may eventually become identified. I am inclined to think that most if not all of the material will be recognized as aepyornithoid as is suggested by the resemblance of the shape and pattern of the pores with certain *Aepyornis* eggs that combine areas with diffuse pore arrangements and the characteristic longitudinal pattern. For the time being I treat these fragments as problem collections and ignore their "*Struthiolithus*" label.

During the Third Asiatic Expedition, Shackelford collected 34 well preserved pieces of eggshell near Shabarakh Usu at a locality which is now dated Lower Pliocene.

AMNH Collector: Shackelford
Hor. Pliocene or later
Loc. East of Shabarakh Usu. 15 miles
Struthiolithus egg-shell fragments. July 31.

This collection contains fragments with irregularly distributed round to oval pores and those with sting and dagger-point pores and short linear pore grooves (Fig. 21). The latter pieces indicate a clear tendency of a parallel alignment of the pore openings, similarly to that of the *Aepyornis* shells illustrated in Figs. 8 b, c and 9 b. Although the pieces with the round and oval pores may bear a resemblance with the struthious shell type with circular pores, they are more similar to certain *Aepyornis* eggshells with spots of diffuse pore patterns in between the longitudinal pore arrangement.

Comparable are some shell fragments secured by the Central Asia Expedition in 1928. These pieces are also marked "*Struthiolithus*" and were gathered in "Inner Mongolia". As in the Shackelford collection some pieces reveal an irregular arrangement of circular and oval pores while the others show sting pores, dagger-point pores, and linear pore grooves in longi-

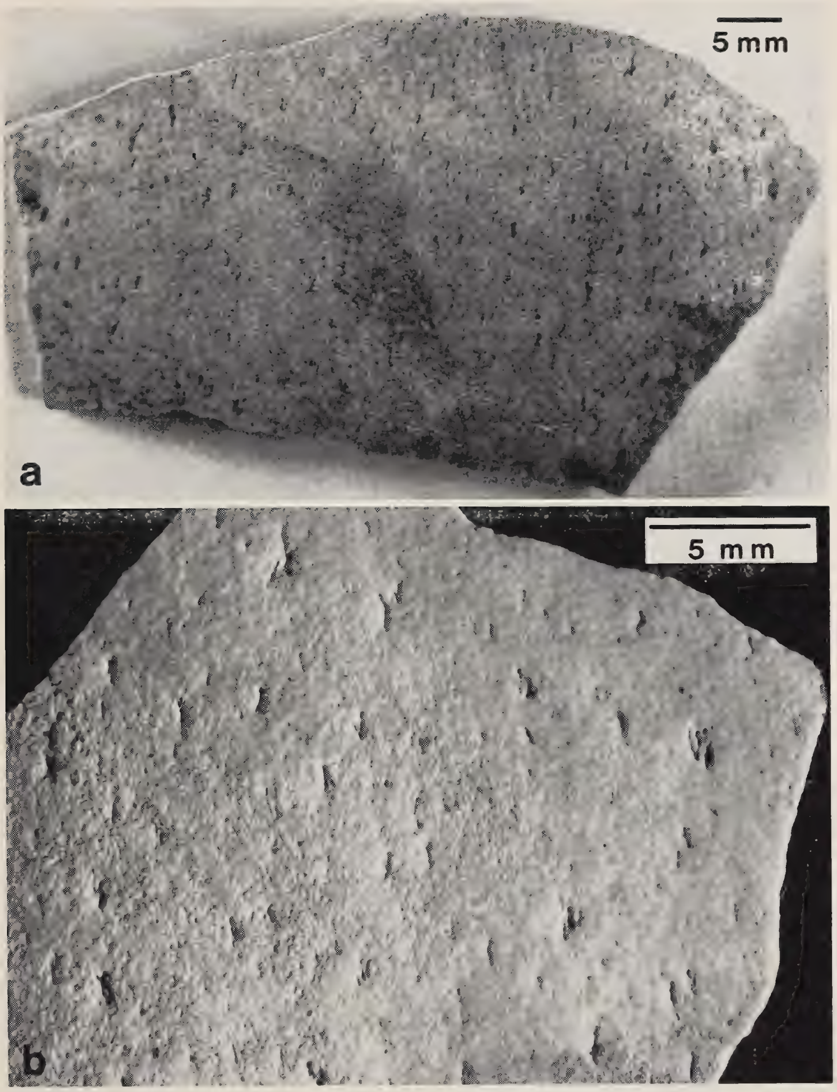


Fig. 20. "Type A" eggshell from Camp Margetts, Inner Mongolia, with pore grooves, sting and dagger-point pores; b) enlarged segment of the fragment shown in (a).

Aepyornithoide Eierscherbe von Camp Margetts, Innere Mongolei, mit Porenrillen, Dolchstich- und Stichporen; b) vergößerte Teilansicht des unter (a) gezeigten Stückes.

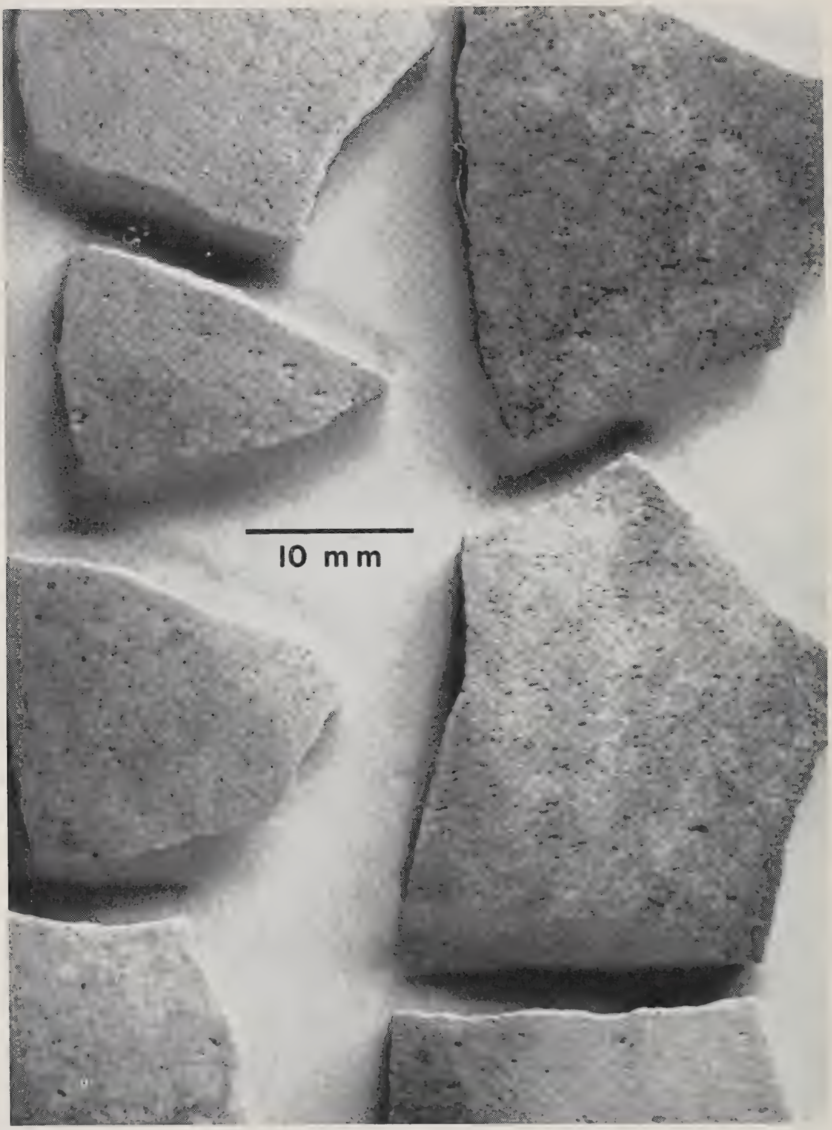


Fig. 21. Eggshells from Shackelford's "problem" collection from Shabarakh Usu, Mongolia.

Unbestimmte Eierscherben aus Shackelfords Sammlung von Shabarakh Usu, Mongolei. Ein Teil der Fragmente weist aepyornithoide Porenmerkmale auf; siehe Text.

tudinal rows (Fig. 22). One finds the same similarities with *Aepyornis* eggshells as mentioned above.

In summary, the majority of shell fragments in these two collections strongly resemble the aepyornithoid eggshell type. A meaningful comparison should become possible when further material can be gathered at the localities where these eggshells were found.

d) Struthious Eggshells from Mongolia

A large number of eggshells from different localities in Asia could be listed to ascertain the existence of a distinctly struthious shell type side

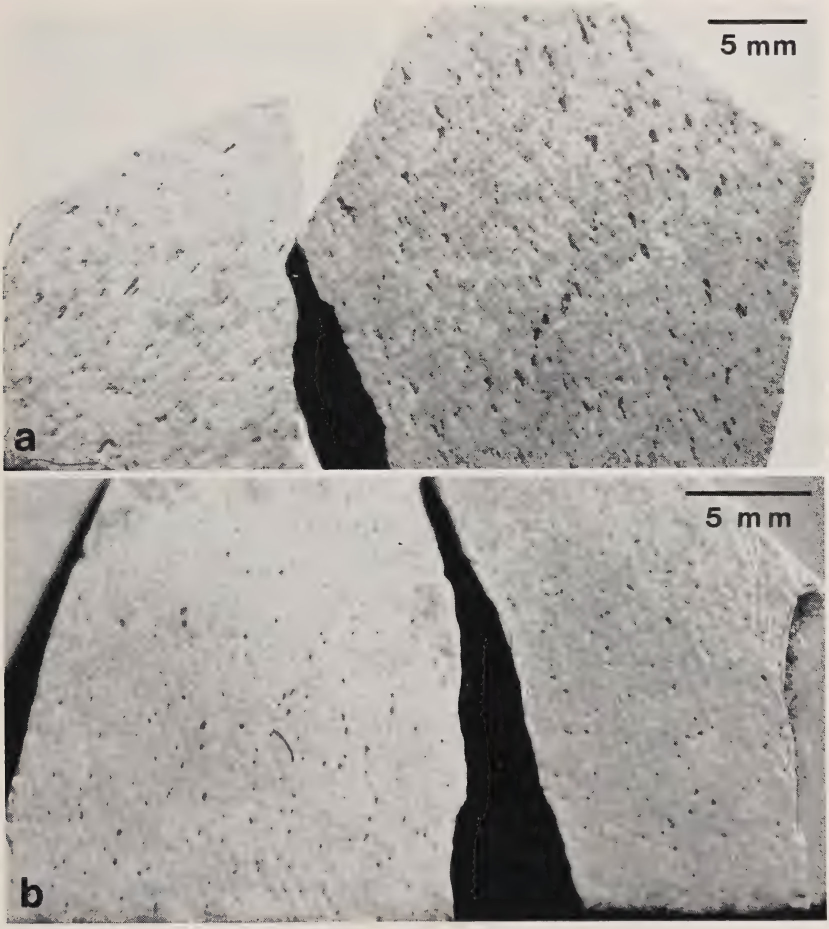


Fig. 22. Eggshell fragments ("problem" collection) from "Inner Mongolia", collected during the Central Asia Expedition of the AMNH in 1928.

Unbestimmte Eierscherben aus der Inneren Mongolei, gesammelt während der Zentralasiatischen Expedition des Amerikanischen Museums für Naturgeschichte 1928; einige Fragmente mit aepyornithoiden Porenmerkmalen; siehe Text.

by side with the "type A" shells. The examples given here were also obtained during the Asiatic Expeditions of the AMNH. The collections do not show an altogether uniform pattern of pore openings. Some shells possess the irregularly distributed fine needle-point pores and compare with the *"Struthiolithus"* eggs (Figs. 5, 6) or with the recent *S. c. camelus* eggs (Fig. 3). The other eggshells reveal needle-point pores as well as fine pencil-mark pores which are more oval than circular in shape. This latter type may represent a phylogenetically older eggshell. A large number of different samples is needed before one can attempt a classification of these shells.

Three of the collections of struthious eggshells come from Tsagan Nor out of the Hung Kurek. Although one of the labels (No. 542) reads "? Pleistocene", the Hung Kurek is dated Lower Pliocene. In this case one

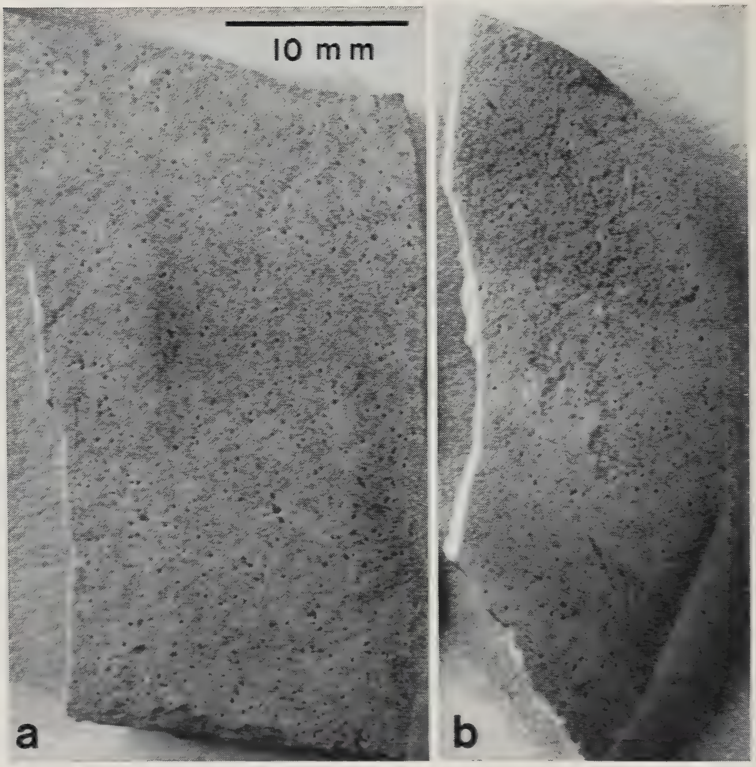


Fig. 23. Struthious eggshells from Tsagan Nor, Mongolia: No. 541; a) and b) same scale. Pattern of needle-point pores.

Struthionide Eierscherben mit Nadelstichporen von Tsagan Nor, Mongolei: a) und b) im gleichen Abbildungsmaßstab.

can not rule out the possibility that the whitish eggshells are younger in origin than the shells from the other two collections. The latter ones were attributed to the Hung Kurek period without any question.

1. AMNH *Struthiolithus,* fragment of eggshell
   Pliocene, Hung Kurek
   Loc. Tsagan Nor, Mongolia. Am. Mus. Exp. 1922.

This find consists of one fragment, 2.35 to 2.40 mm thick, which shows fine needle-point and pencil-mark pores.

2. AMNH No. (541) *Struthiolithus* ? Eggshell fragments.
   Period: Hung Kurek
   Loc. N'r. e. end Tsagan Nor, Mongolia. 1925.

Seven of these 16 fragments show "pock-mark" erosion on the cuticular surface. The fine needle-point pores reveal very clearly the struthious pore pattern of these shells (Fig. 23). Two representative pieces are 2.05 mm thick.

3. AMNH No. 542. Collector: Granger. Found by chauffeur Wong.
   Loc. ? Pleistocene (Hung Kurek)
   East end of Tsagan Nor
   Egg-shells of *Struthiolithus*
   from a stratum in yellow gravels. June 1925.

This largest of all collections contains 1,171 fragments from various eggs. Most of the pieces are in excellent condition, some have an eroded outer surface with pock-mark erosion pits up to 1 cm in diameter, and a few fragments are covered with "worm-marks," the result of tunneling invertebrates. The shells are withish and have a smooth surface with fine needle-point pores (Fig. 24). Some of the pores are slightly enlarged by erosion. Apart from one questionable piece, which may erroneously have found its way into this collection, the shell fragments are uniform in character and distinctly of the struthious type. The average thickness of these shells, determined from 80 measurements on 17 pieces, comes to 1.98 mm; the variation ranges from 1.80 to 2.25 mm.

The following two collections come from Shabarakh Usu (Lower Pliocene):

4. AMNH No. 6682 *"Struthiolithus"* Fragments of egg-shells
   Quaternary
   Loc.: Shabarakh Usu, near Chovji Cliffs, Mongolia
   Exp. 1925; Field No. 516.

Some of these 54 fragments are heavily eroded on both the cuticular and mammillary surfaces. The shells reveal the typical needle-point pores and coincide with those of the Nos. 541 and 542 samples. Measurements of the shell thickness of some unabraded pieces range from 1.95 to 2.30 mm.

5. AMNH F. 255 *Struthiolithus* eggshell fragm.
from Shabarakh Usu
Coll. 1923.

These 5 pieces bear needle-point and very fine pencil-mark pores and are from 1.95 to 2.20 mm thick.

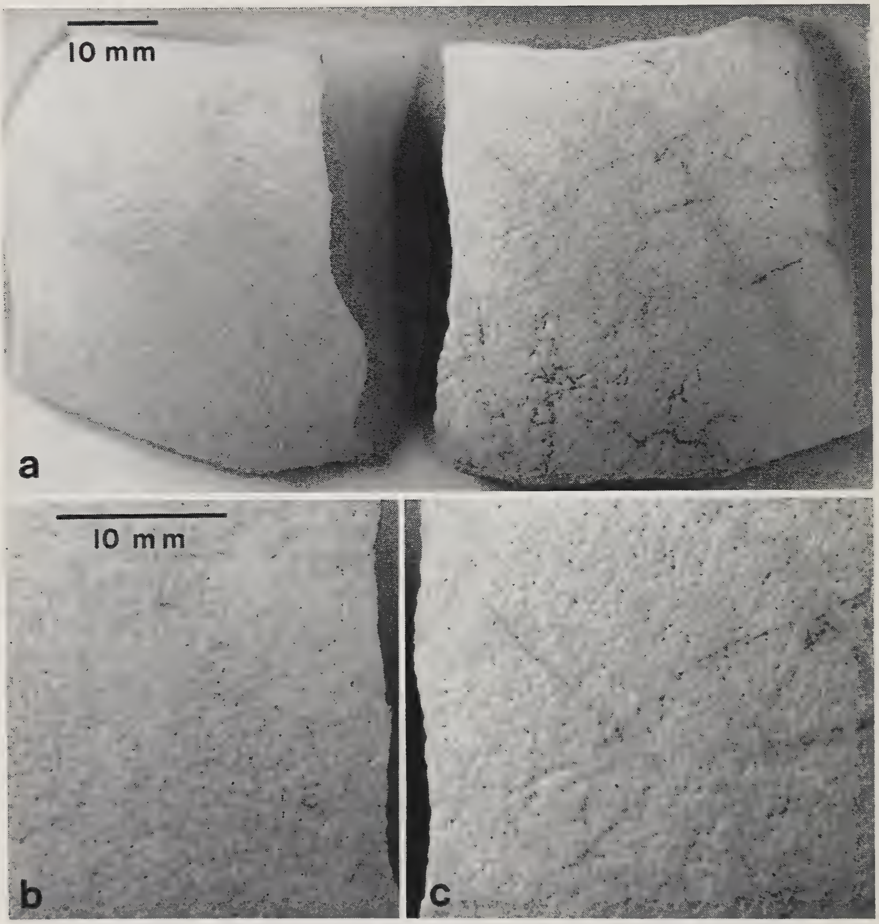


Fig. 24. Struthious eggshells from Tsagan Nor, Mongolia; No. 542; b) and c) same scale enlargements of fragments shown in (a). The shells possess very fine needle-point pores.

Struthionide Eierscherben mit sehr feinen Nadelstichporen von Tsagan Nor, Mongolei; b) und c) Vergrößerungen des unter (a) gezeigten Schalenstückes im gleichen Abbildungsmaßstab.

6. AMNH Collector: G. O.

Loc. Loh
Fragment of? eggshell found on surface of
Hsanda Gol beds. June 21, 1925.

This single, well preserved fragment, 2.00 mm thick, is identical in pore structure with the 5 pieces (F. 255) from Shabarakh Usu.

7. AMNH Collector: Horwarth

Hor. ? Pleistocene
Loc. Shara Marun region. North Mesa
From wash on SW face of mesa — 1 mile
Desc. SW of Chimney Butte Camp.
Struthiolithus eggshell fragments. April 27, 1928.

These two eggshells, uniformly 2.25 mm thick, possess needle-point pores and are of the "*Struthiolithus*" type.

Discussion

The Family-specific Pore Patterns of the Struthionid and Aepyornithid Eggshells

The discussion of eggshell features in this paper is largely restricted to the pore pattern, that is to the forms and arrangements of the openings of the pore canals on the cuticular surface of the eggshell. These features appear sufficiently reliable to identify a ratite eggshell as either struthionid (=struthious, as there is only the one genus *Struthio)* or aepyornithid. Additional features can be used to recognize and classify ratite eggshells, for example the system of the pore canals, the surface texture of the shell, or the shape of the egg (Sauer, 1966, 68).

The morphological investigation and comparison of the pore patterns of known struthionid and aepyornithid eggshells reveal several family-specific features:

The Struthionid Pore Pattern

1. Shells possess small circular or somewhat oval pore openings, the so-called needle-point and pencil-mark pores; their distribution is irregular, *i. e.* there is no alignment with the axes of the egg.
   a) The pores appear solitary or in small groups of two to three, occasionally a few more.
   b) The pores occur in clusters of about 30 to 70.
2. Shells possess pore grooves, into which the pore ducts open, and may additionally be equipped with circular pore openings. The grooves are

irregularly bent and branched and may form reticulate and rosette patterns of varying complexity.

3. The clustered pores and grooves are mostly located in pits that may be interconnected by furrows. The pits are mostly distributed diffusely over the shell surface; here and there a few of them may be arranged in loose clusters or lined up in irregular rows.

The Aepyornithid Pore Pattern

1. The shells possess linear, here and there bent and forked pore grooves, short dagger-point or comma pores, and sting pores. They are predominantly conspicuously oriented parallel to one another and to the longitudinal axis of the egg. Narrowly localized diffuse or whirlpool patterns of pore openings occur on the poles of the egg. Occasionally they appear in other small areas of individual eggs, particularly in those with a preponderance of sting and dagger-point pores. They do not obscure the predominant parallel alignment of the pore openings.
   a) Linear pore grooves prevail in some eggshells.
   b) Other eggshells possess a majority of dagger-point and sting pores, often strung in short longitudinal rows.
2. Neighboring dagger-point pores and pore grooves may be interconnected by microducts.
3. Lacunae may occur in the spongy layer and are probably a part of the ventilation system.

The formation and occurrence of the lacunae is not fully understood. But for the purpose of identification of a ratite eggshell no weight must be placed on the presence or absence of the lacunal feature. The other characters suffice for a clear placement of an eggshell. As the description of the shapes of the pores as "needle-point," etc., follows largely a subjective terminology, the reader is referred to the illustrations depicting the pores.

The Ratite Eggshells from Lanzarote and the Question of the Aepyornithoid Shell Type

Rothe's discovery of ratite eggshell remains on Lanzarote and his evidence of a Tertiary land connection between continental Africa and the eastern Canary Islands of today contribute new information and cause for speculation on the history of the Old World ratite birds. One can discard the notion that the Lanzarote eggs had drifted in an ocean current from the continent to the island. The clues of a direct land connection are undeniable, and the eggshell remains in the buried land surface of Tertiary Lanzarote are so plentiful that one must accept the suggestion that ratite birds reached the region of the present-day Lanzarote on foot and that they lived and nested there. The expanse of the habitat occupied by these birds remains unknown. It may have been limited, bordered by mountains and ocean, and it was surely the westernmost range of these ratites. From a comparative view it can be mentioned that the recent ostrich, often characterized as a cursor of the plains, is a highly flexible opportunist. In South West Africa this bird pioneers into rugged mountain ranges and lives there quite successfully. It roams through the Namib Desert to the barren Atlantic coast. Though a cursorial runner in arid habitat, it has been seen swimming unhesitatingly and succesfully in inland bodies of water (references to the ostrich's behavior are given in Sauer, 1971).

Rothe's geological evidence suggests that ratite birds roamed the Lanzarote region until more than 12 million years ago. As the onset of the Pliocene is dated to 13 million years ago, the Lanzarote ratites might have had their roots in the Miocene or still earlier (p. 43).

It is remarkable that Rothe unearthed two types of eggshells which, on the basis of their morphology, are struthious and aepyornithoid. With regard to the latter type I suspect eventual proof of their place within the Aepyornithiformes. I am tempted to see the Aepyornithidae expanded in time, the number of species, and geographically from Madagascar to Lanzarote and eastward to India and Inner Mongolia. However, we may patiently wait for the "bony evidence" in support of the prophecy cast by "mere" eggshell remains.

The Aepyornithiformes with the one family Aepyornithidae are grouped in two subfamilies (Brodkorb, 1963). That of the Eremopezinae is known from a single distal end of a tibiotarsus from Birket-el-Qurun, Fayum formation, in Egypt. It is dated Upper Eocene, and since the eggshells tentatively attributed to this subfamily have been recognized as struthious (Sauer, 1969), it remains the only eremopezinine specimen known. Even the classification of *Eremopezus eocaenus* has created some pains and remains debatable (see Sauer, 1969).

The fossils of the subfamily Aepyornithinae contain also only one piece from outside Madagascar, a distal third of a right tarsometatarsus from the Fayum north of Dimeh, Egypt. Lambrecht (1929) described this Lower Oligocene find as *Stromeria fayumensis* and considered it the continental ancestor of the Malagasy Aepyornithidae. Of the latter, one recognizes at present seven species that are all grossly dated Quaternary. Eggshell finds have been plentiful, and a number of the 10 to 12 liter eggs were dug up unbroken. Wetmore (1967) reported on one which contained a mumified embryo.

It appears to me that Madagascar was not the original homeland but rather the last refuge of the Aepyornithidae. Here they survived longer than in any other place of their range, probably until less than 2,000 years ago. The radiocarbon-dated shell material from Tulear and Ampamalora is about 5,000 and 2,000 years old. One could imagine that aepyornithid birds were more common 12 million years or so before the time when the last ones became extinct. The Lanzarote region was probably another refuge for the possibly predator-ridden and ecologically upset large ratites. In their Lanzarote refuge the relatively sluggish and elephantine birds must have become even more endangered as their numbers and habitat decreased. If any of them had survived the separation of the small island from the continent, they had little chance to survive. If any of their bony remains were preserved to the present day, they should be searched for and found to piece together a more detailed and complete story of these unusual birds.

If the clues provided by the eggshell remains from Asia prove to be correct, the aepyornithid ancestors like their struthionid counterparts were driven out of Asia or they became extinct in their ancestral home for various other reasons. Still more traces should be uncovered along their routes of adaptive radiation and migrations from the steppe regions of Asia through the Near East and through Africa. It might also be worthwhile to check the museum stores of fossil ratite bones from Asia for signs of aepyornithid features.

These speculations can be countered with the suggestion that parallelism may have been rampant among the ratite birds. This may have been. But I can not conceive of the idea that Mio-Pliocene ostriches in the region of Lanzarote or in Inner Mongolia should have evolved, side by side, a struthious and an aepyornithoid pore pattern. The distinct struthious eggshell with its round pores that open on the smooth surface of the shell seemed a very useful design, as it was maintained successfully through the ages, from the Lower Pliocene (and probably much longer) to modern times, and throughout the range from Inner Mongolia to North and West Africa. Only in Africa, it appears, did it become modified along the known lines of struthious eggshell modification, and possibly only after the long line of ancestors from the Far East had become severed and extinct. One may even see this change as the result of environmentally favored genetic events that affected small and disjunct populations.

In the same way one can explain the stability of the family-specific aepyornithid eggshell pattern and its range of modification. It seems conceivable that the newly described aepyornithoid pore pattern with the predominance of rows of dagger-point and sting pores (in contrast to the one with the long linear pore grooves) is identical with the phylogenetically old aepyornithid shell pattern that was present before eggshells with long pore grooves came into existence. In fact, it is this trend in which I see processes of parallel evolution in the Struthionidae and Aepyornithidae, namely the departure from small pores through the development of increasingly longer pore grooves, which each family accomplished in its own specifically patterned way.

I realize that this is all trying speculation, for my purpose and pleasure desirable speculation, which may stir up opinion and call for future research.

The Aepyornithoid and Problem Eggshells from Asia

The "type A" eggshells from Hasnot, Punjab, and from Camp Margetts in Inner Mongolia seem to have originated at least in the Lower Pliocene and possibly as early as in the Upper Eocene (p. 30). They may bear a direct relationship with those shells tentatively treated as problem collections probably from the Lower Pliocene. As mentioned above, I strongly suspect that the Asiatic aepyornithoid eggshells from India and Mongolia are in reality traces of aepyornithiform ancestry. If one can rely on the relative dating of the aepyornithoid eggshells from Inner Mongolia, Punjab, Lanzarote, and the aepyornithids from Madagascar, and if one adds the radiocarbon-dated samples from the latter island, then emerges a crude picture of a temporal succession of these forms. It spans the scale from possibly the Upper Eocene, to the Upper Miocene, to the Lower Pliocene and into the Quaternary as recently as about 2,000 years ago.

It should be understood that this temporal sequence is not meant to represent a phylogenetic time scale or one useful for speculating on the dispersal rates of ratite birds. We must bear in mind that the ancestors of the Aepyornithidae may have come to Madagascar in late Cretaceous times or still in the early Tertiary (p. 3) and that we know particularly little about the evolution of birds during the 72 million years of the Cretaceous period. However, with the few available scraps of information it is gratifying that the aepyornithoid and aepyornithid shell remains from the localities mentioned above can be listed roughly according to a progressive time scale. It can be aligned with the presumably progressive movements of the ratites from Inner Mongolia or some other place in the steppe regions of central Asia to Madagascar by way of India and West Africa (Lanzarote), and it is neither reverse nor scrambled. What worth this speculation is must still be proved.

It seems safe to assume that neither one of the eggshell finds mentioned in this paper is the oldest of its kind. Therefore, the fitting of the fossils into a system of time-correlated adaptive radiation can become possible only as more information becomes available with new and more fossil evidence. I suggest, for a working hypothesis, that we stop thinking of elephant birds being insularly restricted to Madagascar and to the Quaternary period, and that we begin searching for further evidence of their ancestry on Lanzarote, in Africa (northwest Africa must be particularly promising), and in Asia as far as Inner Mongolia.

The Struthious Eggshells from Lanzarote and Mongolia

Perhaps the most conspicuous feature of these old eggshells is the fact that their pore patterns resemble most closely that of the eggs from the recent *S. c. camelus.* Indeed, the pore pattern of the "type S" eggshells from Lanzarote matches that of the *S. c. camelus* eggs so perfectly that one might think that Rothe held one of these specimens in his hands when he concluded that his Mio-Pliocene ostriches must have been at least closely related to the recent ostrich. However, as I pointed out, the pattern of the irregularly distributed tiny circular pores is an ancient and stable struthious pore system that has served ostrich embryos for at least 13 million years and over a considerable range of their geographic distribution, from the continental Inner Mongolia to the maritime Lanzarote region.

It occurs that the thickness of all of these struthious eggshells is on the average significantly less than that of the thick *Aepyornis* eggshells and also less than that of the aepyornithoid specimens. The old struthious eggshells with the needle-point pores are little thicker than the present day *S. c. camelus* shells. This may have a certain bearing on the stability of the pore pattern, although it can be only one facet of a more complex mechanism. On the contrary, the thickest ostrich shells known to date, that of the fossil Oshana Ostrich from South West Africa, reached up to 4.00 mm and possessed the most complex pattern of struthious pore grooves (Fig. 4).
The well-defined needle-point pattern of the pore openings of the "type S" eggshells from Lanzarote and from Mongolia makes it also easy to distinguish these shells from the "type A" shells secured from the same regions and, on Lanzarote, from the same stratum and locality.

It must be left an open question whether the struthious eggshells from the Tertiary land surface of Lanzarote are of the same age as the aepyornithoid eggshells from the same sediments. I can imagine that the latter might turn out older than the struthious remains and that the birds that laid the "type A" eggs had made it to the Lanzarote region before the advent of the struthious birds that laid the "type S" eggs. If the old sediments preserved the eggshells well, and the evidence proves that they did, and if the sediments formed a thin layer on solid bedrock, then the remains from different ages must have been closely packed. Indeed, they must have been pushed even more tightly together when the sediments were squeezed under the geological events that affected Lanzarote some 12 million years ago.

One is reminded of the peculiar pore pattern of the eggs from *S. c. spatzi* of Rio d'Oro (Fig. 1). It seems, so to speak, wedged between the two conforming patterns of needle-point pores of the present *S. c. camelus* and the Lanzarote "type S" egg. Apart from the time element involved, one can envision that the shell pattern of the *S. c. spatzi* egg must have evolved in a group of isolated birds aside from the mainstream of ostrich evolution.

Continental Drift and the Isolation of the Lanzarote Ratites

The question if the distribution patterns of certain species of birds might be attributed to continental drift has been an ornithological discussion of long standing and seemingly unsatisfactory results. However, Wolfson's (1948) heavily criticized paper on bird migration and the concept of continental drift can not be rejected on the grounds of a temporal discrepancy between drift and migration. In relation to the Lanzarote ratites one must point out that new geological data combined with the fossil biological evidence suggest new answers to the old problem. As has been mentioned on p. 21, Dietz and Sproll (1970) view the East Canaries as a microcontinent or sialic continental fragment that was detached from the African continent as a result of the rifting between North America and Africa. The time and duration of these events are by no means clearly determined. It may take millions of years from the initial opening of a gap to the complete separation of an affected land segment from its mother continent. Baja California of today may be an excellent example of how slowly such an event can take place. If the opening of the Ifni Gap, according to the continental drift concept, happened some 200 million years ago, the corresponding East Canaries block might not have become completely separated from Africa until millions of years later, at a time when the giant ratites had long been fully emerged and when the struthious and aepyornithoid birds had established themselves in the Lanzarote region.

Dietz and Sproll (1970) do not force the issue of a mid-Triassic detachment of the East Canaries block. They rather suggest that, alternatively, this event might have taken place "in the early Cenozoic, associated with the Alpine orogeny and the creation of the Atlas foldbelt".

Rothe (1968 a, b) and Rothe and Schmincke (1968) present good evidence in support of the concept of a Tertiary detachment. They have pointed out similarities in the Cretaceous stratigraphy on Lanzarote and neighboring Africa, and Rothe found the ratite eggshells on Lanzarote in Tertiary calcareous sediments. According to Rothe (1968 a) a land connection between Lanzarote and continental Africa might have still existed some 12 million years ago. As it is most likely that the ratites had reached Lanzarote long before that time, their isolation by continental drift can be noted as equally probable (Sauer and Rothe, 1972).

Geological and biological evidence brings new validity to the hitherto controversial concept of bird distribution in relation to continental drift.

It makes it plausible that the isolation of the struthious and aepyornithoid ratites of Lanzarote might have been the direct result not of the initial rifting process but of the eventual detachment of the East Canaries block from the African mainland and its subsequent drift in a southwesterly direction.

The question arises if the Malagasy ratites might not have experienced a similar fate.

Studies of other faunistic elements, though less clear, suggest old faunal connections between the Canary Islands and the African continent. For example, Pinker (1960, 61, 62, 63, 65, 68, 69) investigated the Lepidoptera of the Canary Islands, including the Lanzarote fauna. He noted that many species, originally thought to be endemic, are represented by subspecies on the African mainland. He considers the faunistic link as very old rather than recent. Avifaunistic records and peculiarities of Lanzarote are listed by W. D. C. Trotter and commented upon by R. de Naurois in Trotter (1970).

Summary

A morphological investigation of ratite eggshells from Africa and Asia, their family-specific identification, and their phylogenetic placement are the subject of this study.

The familial characters of the pore patterns of struthionid and aepyornithid eggshells are described. They form the basis for the identification of fossil ratite eggshells from Lanzarote (Canary Islands), Punjab (India), and Inner Mongolia.

The small circular pore openings, clusters of pores, and clusters of irregular pore grooves of struthionid eggs are irregularly distributed over the surface of the eggshell and show no particular alignment with the axes of the egg. The grooves form irregular, reticulate, or rosette patterns, and like the clustered pores they are mostly located in pits that may be interconnected by furrows.

The aepyornithid eggshells possess dagger-point and sting pores and linear, often bent and forked pore grooves. These pore openings are conspicuously oriented parallel with the longitudinal axis of the egg. Small deviations from this norm may occur but do not obscure the general pattern. Microducts and lacunae may be present as parts of the ventilation system.

Eggshells from Tertiary calcareous sediments of Lanzarote are recognized as struthious and aepyornithoid. The former possess a pore pattern that coincides with that of the *S. c. camelus* egg. The pore openings of the latter resemble those known from Malagasy *Aepyornis* eggs.

Further aepyornithoid eggshells are described from Hasnot, Punjab, and from Inner Mongolia. They originated at least in the Lower Pliocene; the Mongolian remains may be as old as Upper Eocene. Other eggshells from Mongolia that resemble the aepyornithoid shell type are left as problem collections for further investigations of their origins. Struthious eggshells from the Pliocene and Pleistocene of Asia are listed and illustrated for comparison.

The discussion focuses on the familial aspects of the pore patterns. The presence of pore grooves in certain struthionid and aepyornithid eggshells is seen as the results of phylogenetic developments derived from eggshells with patterns of irregularly distributed circular pores (Struthionidae) and longitudinally oriented daggerpoint and sting pores (Aepyornithidae).

In a way of constructive speculation it is suggested that the ancestors of the Aepyornithidae, just like those of the Struthionidae, radiated from Asia to Africa.

It is probable that the Lanzarote ratites were separated from the African continent and thereby from their ancestors by continental drift. This interpretation is based on threefold evidence. (1) The struthious and aepyornithoid eggshell remains were found on Lanzarote in Tertiary calcareous sediments representing an old land surface. (2) Pronounced similarities exist in the Cretaceous stratigraphy of the eastern Canary Islands and the neighboring parts of Africa. (3) The North America — Africa continental drift pattern provides a distinct place (Ifni Gap) for the East Canaries block in the margin of the African continent.

Zusammenfassung

Eierschalen altweltlicher Ratiten von Afrika und Asien, Fragen ihrer Familienzugehörigkeit und ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen sind die Objekte und Problemstellungen dieser morphologischen Untersuchung.

Als Basis für die Vergleiche werden Merkmale der Porenmuster struthionider und aepyornithider Eier beschrieben. Danach werden fossile ratite Eierscherben von Lanzarote (Kanarische Inseln), Punjab (Indien) und aus der Inneren Mongolei identifiziert.

Struthionide Eierschalen besitzen je nach Art und Unterart kleine rundliche Poren, Porengruppen und Gruppen von irregulär, netz- und rosettenförmig angeordneten Porengruben, die überwiegend diffus über die Eierschale verteilt sind. Die Gruppen von Poren und Gruben liegen meistens in Vertiefungen, die durch Furchen verbunden sein können.

Aepyornithide Eierschalen weisen längliche Poren, Stichporen und lineare, mitunter gebogene und gegabelte Porengruben auf. Sie verlaufen auffällig in der Richtung der Längsachse des Eies. Eng lokalisierte Abweichungen von diesem Muster verwischen nicht den Gesamteindruck der parallelen Porenanlage. Quer verlaufende Mikrokanäle und Lakunen in der Sponginschicht der Eierschale können als Besonderheiten des Ventilationssystemes auftreten.

Eierschalen aus tertiären Kalkareniten von Lanzarote werden als struthionid und aepyornithoid beschrieben. Das Porenmuster der struthioniden Eierscherben stimmt mit dem von *S. c. camelus* überein. Die Porenöffnungen der als aepyornithoid, d. h. als dem aepyornithiden Eityp ähnlich, bezeichneten Eierscherben sind denen der *Aepyornis*-Eier Madagaskars vergleichbar.

Ratite Eierscherben von Hasnot (Punjab) und aus der Inneren Mongolei werden ebenfalls als aepyornithoid erkannt. Sie stammen wenigstens aus dem frühen Pliozän, die ältesten vielleicht aus dem oberen Eozän. Die Bestimmung einiger ratiter Eierscherben aus der Mongolei, die ebenfalls dem aepyornithoiden Schalentyp ähneln, wird bis zur Kenntnis ihrer genauen

Herkunft und der Bereitstellung eines größeren Vergleichsmaterials ausgesetzt. Asiatische Straußeneierschalen aus dem Pliozän und Pleistozän werden vergleichsweise angeführt. Bereits im frühen Pliozän gab es in der Mongolei sowohl einen struthioniden als auch einen aepyornithoiden Eierschalentyp, deren Entstehungen wahrscheinlich noch weiter zurückreichen.

In der Diskussion wird die Brauchbarkeit der Porenmuster zur Charakterisierung altweltlicher Ratiteneier nach ihrer Familienzugehörigkeit unterstrichen. Auf die mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Entwicklungen und Veränderungen der Porenöffnungen struthionider und aepyornithider Eierschalen wird hingewiesen. Eier mit Porengruben, im Gegensatz zu denen mit rundlichen und länglichen Einzelporen, werden als stammesgeschichtlich abgeleitet aufgefaßt.

Spekulativ wird die These aufgestellt, daß die Vorfahren der Aepyornithidae genau so wie die der Struthionidae aus Asien stammen und sich von dort nach Afrika ausbreiteten.

Verschiedene Hinweise sprechen dafür, daß die Ratiten von Lanzarote durch Kontinentalverschiebung von ihrem afrikanischen Herkunftsland und damit von ihren Vorfahren isoliert wurden. Es sind dies das tertiäre Alter der Kalksedimente auf Lanzarote, stratigraphische Übereinstimmungen mit dem benachbarten Kontinent aus der Kreidezeit, die Rekonstruktion des Abbruchs und der Verdriftung des ostkanarischen Landblockes.

Literature

Bock, W. J. (1963): The cranial evidence for ratite affinities. Proc. XIII Intern. Ornith. Congr. 39—54.

Brodkorb, P. (1963): Catalogue of fossil birds. Bull. Florida State Mus. (Biological Sciences) 7, 179—293.

— (1967): Catalogue of fossil birds: Part 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). Bull. Florida State Mus. (Biological Sciences) 11, 99—220.

Dietz, R. S., and W. P. Sproll (1970): East Canary Islands as a microcontinent within the Africa — North America continental drift fit. Nature 226, 1043—1045.

Evers, A., Klemmer, K., Müller-Liebenau, I., Ohm, P., Remane, R., Rothe, P., zur Strassen, R., and D. Sturhan (1970): Erforschung der mittelatlantischen Inseln. Umschau in Wissenschaft und Technik 70, 170—176 and p. 195.

Lambrecht, K. (1929): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. V. Tertiäre Wirbeltiere, 4. *Stromeria fajumensis* n. g., n. sp., die kontinentale Stammform der Aepyornithidae, mit einer Übersicht über die fossilen Vögel Madagaskars und Afrikas. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Neue Folge 4, 2—18.

Meise, W. (1963): Verhalten der straußartigen Vögel und Monophylie der Ratitae. Proc. XIII Intern. Ornith. Congr. 115—125.

Parkes, K. C., and G. A. Clark (1966): An additional character linking ratites and tinamous, and an interpretation of their monophyly. Condor 68, 459—471

Pinker, R. (1960): Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren. Z. Wiener Entomol. Ges. 45, 97—103.

— (1961): Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren. Z. Wiener Entomol. Ges. 46, 65—72.

— (1962): Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren I. Z. Wiener Entomol. Ges. 47, 169—179.

— (1963): Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren II. Z. Wiener Entomol. Ges. 48, 183—190.

— (1965): Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren III. Z. Wiener Entomol. Ges. 50, 154—167.

— (1968): Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren IV. Z. Wiener Entomol. Ges. 53, 65—93.

— (1969): Neue und interessante Lepidopteren aus Madeira und den Azoren mit faunistischen Hinweisen auf die Kanaren. Z. Wiener Entomol. Ges 54, 101—131.

Radinski, L. B. (1964): Notes on Eocene and Oligocene fossil localities in Inner Mongolia. Amer. Mus. Novitates, No. 2180, 11 pp.

Rothe P. (1964): Fossile Straußeneier auf Lanzarote. Natur und Museum 94, 175—187.

— (1966): Zum Alter des Vulkanismus auf den östlichen Kanaren. Comm. Phys.-Math. (Soc. Scient. Fennica) 31, Nr. 13, 80 pp.

— (1967 a): Petrographische Untersuchungen an Basalten und Trachyandesiten. Ein Beitrag zur Vulkano-Stratigraphie von Lanzarote (Kanarische Inseln, Spanien). N. Jb. Miner. Mh. 1967, 71—84.

— (1967 b): Prävulkanische Sedimentgesteine auf Fuerteventura (Kanarische Inseln). Naturwiss. 54, 366—367.

— (1968 a): Die Ostkanaren gehörten zum afrikanischen Kontinent. Umschau in Wissenschaft und Technik 68, 116—117.

— (1968 b): Mesozoische Flysch-Ablagerungen auf der Kanareninsel Fuerteventura. Geol. Rundschau 58, 314—332.

— (1968 c): Dolomitization of biocalcarenites of Late-Tertiary age from northern Lanzarote (Canary Islands). In: Recent Developments in Carbonate Sedimentology in Central Europe. p. 38—45, Springer, Berlin.

Rothe, P., and H.-U. Schminke (1968): Contrasting origins of the eastern and western islands of the Canarian Archipelago. Nature 218, 1152—1154.

Sauer, E. G. F. (1966): Fossil eggshell fragments of a giant struthious bird (*Struthio oshanai*, sp. nov.) from Etosha Pan, South West Africa. Cimbebasia No. 14, 52 pp.

— (1968): Calculations of struthious egg sizes from measurements of shell fragments and their correlation with phylogenetic aspects. Cimbebasia, Ser. A., 1, 27—55.

— (1969): Taxonomic evidence and evolutionary interpretation of *Psammornis*. Bonn. Zool. Beitr. 20, 290—310.

— (1971): Zur Biologie der wilden Strauße Südwestafrikas. Z. Kölner Zoo 14, 43—64.

Sauer, E. G. F., and P. Rothe (1972): Ratite eggshells from Lanzarote, Canary Islands: Isolation by continental drift. Science (in press).

Schönwetter, M. (1927): Die Eier von *Struthio camelus spatzi* Stresemann. Orn. Mber. 35, 13—17.

Trotter, W. D. C. (1970): Observations faunistiques sur l'ile de Lanzarote (Canaries). Oiseau 40, 160—172.

Wetmore, A. (1934): Fossil birds from Mongolia and China. Americ. Mus. Novitates, No. 711, 16 pp.

— (1967):Re-creating Madagascar's giant extinct bird. National Geographic Magazine 132, 488—493.

Wolfson, A. (1948): Bird migration and the concept of continental drift. Science 108, 23—30.

Author's address:

Prof. Dr. E. G. Franz Sauer
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 150—164
53 Bonn 1, Germany

Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen*

Von

JOCHEN NIETHAMMER

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Vier *Pitymys atticus,* die ich im August 1971 in der nördlichen Peloponnes sammelte, zeigten zu meiner Überraschung außer den bei europäischen *Pitymys* üblichen, inguinalen Zitzenpaaren ein pectorales Paar etwa eine Fingerbreite caudal von den Armansätzen. Drei dieser ♀ stammen von einem schmalen, etwa 50 m langen Wiesenstreifen östlich von Psarion, das vierte fing ich knapp 20 km weiter westlich bei Lafka auf einem schon abgeernteten, geglätteten Feld (Niethammer 1972, im Druck). Da bisher für *P. atticus* sonst keine abweichenden Zitzenformeln bekannt wurden, ist die Konstellation 1/2[1]) wahrscheinlich für diese Art kennzeichnend. Auf Grund des Karyotyps (2n = 44; alle Chromosomen mit Ausnahme eines subakrozentrischen Paares akrozentrisch, H. Winking 1972, im Druck) muß der griechische *P. atticus* als eigene Art gelten, die engere Beziehungen allenfalls zum südjugoslawischen *P. thomasi* aufweist (Kratochvil 1971). Auch *P. thomasi* hat nach Kratochvil und Petrov (mdl.) entgegen der Angabe bei Kratochvil (1970) 1/2 = 3 Zitzenpaare.

Die Frage, wie weit die Zitzenzahl innerhalb der Microtinae adaptiv mit der Jungenzahl gekoppelt ist und welchen taxonomischen Wert sie besitzt, drängt sich bei diesem Befund sofort auf. Sie war der Anlaß, Daten über die Zahl und Anordnung der Mammae bei den Wühlmäusen und über ihre Wurfgrößen, soweit erreichbar, zusammenzustellen.

Abb. 1 zeigt die bei den Microtinae verwirklichten Kombinationsmöglichkeiten, Tab. 1 die Verteilung der Formen auf die verschiedenen Muster, wobei seltene Varianten, die Hoffmann für die Bisamratte angibt, nicht berücksichtigt wurden. Die Anordnung der Milchdrüsen ist bei vielen Microtinen noch unzureichend dokumentiert, bei manchen in der Literatur gar falsch angegeben. So schreibt van den Brink zu Unrecht allen europäischen *Pitymys*-Arten die Zitzenzahl 8 zu. Wenig weiß man vor allem über die innerartliche Variation, wie Tab. 2 für *Pitymys* erkennen läßt und die Literatur über die Bisamratte zeigt. Hall und Kelson nennen für *Ondatra* die Formel 1/2, Hoffmann fand in Deutschland die Kombination 3/2 vorherrschend, zitiert aber zugleich Svihla, der in Nordamerika normalerweise 2/2 Zitzen gefunden habe.

---

* *Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann zum 60. Geburtstag.*

[1]) Die erste Ziffer in dieser Formel gibt die Anzahl pectoraler, die zweite die Zahl inguinaler Zitzenpaare wieder; s. auch Abb. 1

Unter der Voraussetzung, die dargelegten Zahlen seien richtig, ergibt sich für alle Microtinen ein ähnliches Bild, wie es Hooper and Hart für die nordamerikanischen Wühlmäuse gezeichnet haben: Gewöhnlich finden sich zwei pectorale und zwei inguinale Zitzenpaare, wie sie auch sonst für viele Myomorpha charakteristisch sind. Erhöht ist diese Zahl bei keiner Art durchgehend. Jedoch finden sich, wie schon erwähnt, bei europäischen Bisamratten nach Hoffmann vornehmlich 3/2 Paare und die gleiche Konstellation nach Ellerman (1961) zuweilen auch bei *Microtus leucurus.* Eine Verminderung — äußerstenfalls bis zu zwei Paaren — hat öfter und anscheinend mehrfach unabhängig stattgefunden. Alle hierbei denkbaren Möglichkeiten (Abb. 1) sind bei den Wühlmäusen nach Tab. 1 in zumindest einem Artbeispiel verwirklicht. Allerdings ist der von *Pitymys* eingeschlagene Reduktionsweg von 2/2 über 1/2 zu 0/2 nicht nur bei den Microtinen, sondern auch bei den Murinen weit häufiger zu finden als der von 2/2 über 2/1 zu 1/1 oder 2/0, wie wir ihn bei amerikanischen *Microtus*-Arten verwirklicht finden.

Die abweichende Konfiguration bei *Microtus mexicanus, umbrosus, guatemalensis* und *ochrogaster* ist ein sicheres Indiz dafür, daß diese Arten

Tabelle 1: Die Verteilung der Microtinae auf die verschiedenen, in Abb. 1 dargestellten Muster der Zitzenverteilung

0/2	*Eothenomys* *Pitymys duodecimcostatus, mariae, multiplex, pinetorum, savii* z. T., *subterraneus, tatricus*
1/1	*Microtus mexicanus*
2/0	*Microtus umbrosus*
1/2	*Ondatra* USA, *Neofiber, Synaptomys cooperi, Hyperacrius fertilis, Microtus sikimensis, Pitymys atticus, thomasi, majori, savii* z. T.
2/1	*Microtus guatemalensis, ochrogaster*
2/2	*Clethrionomys, Phenacomys, Alticola, Arvicola, Prometheomys, Dolomys, Lagurus, Dicrostonyx, Lemmus, Myopus, Ellobius,* die meisten *Microtus*-Arten, *Synaptomys borealis, Pitymys schelkovnikovi, Ondatra* USA
3/2	*Ondatra* in Deutschland *Microtus leucurus* z. T.?

ihre Mammarzahl unabhängig von *Pitymys* reduziert haben. Aber auch für die Konstellationen bei *Pitymys* gibt es unter den übrigen Microtinen zweifellos unabhängige Parallelbeispiele, die den taxonomischen Wert der spezielleren Zitzenformel in fraglichen Fällen, etwa bei der Beurteilung von *Microtus sikimensis,* mindern. Die Homologiefrage ließe sich vielleicht besser beurteilen, wenn in jedem Falle von Reduktion klar wäre, ob das vordere oder das hintere Paar der jeweiligen Zitzengruppe ausgefallen ist. Bei *P. atticus* fehlt offensichtlich das orale Brustzitzenpaar. Für die übrigen Microtinen gibt es leider bisher keine so weit spezifizierten Angaben.

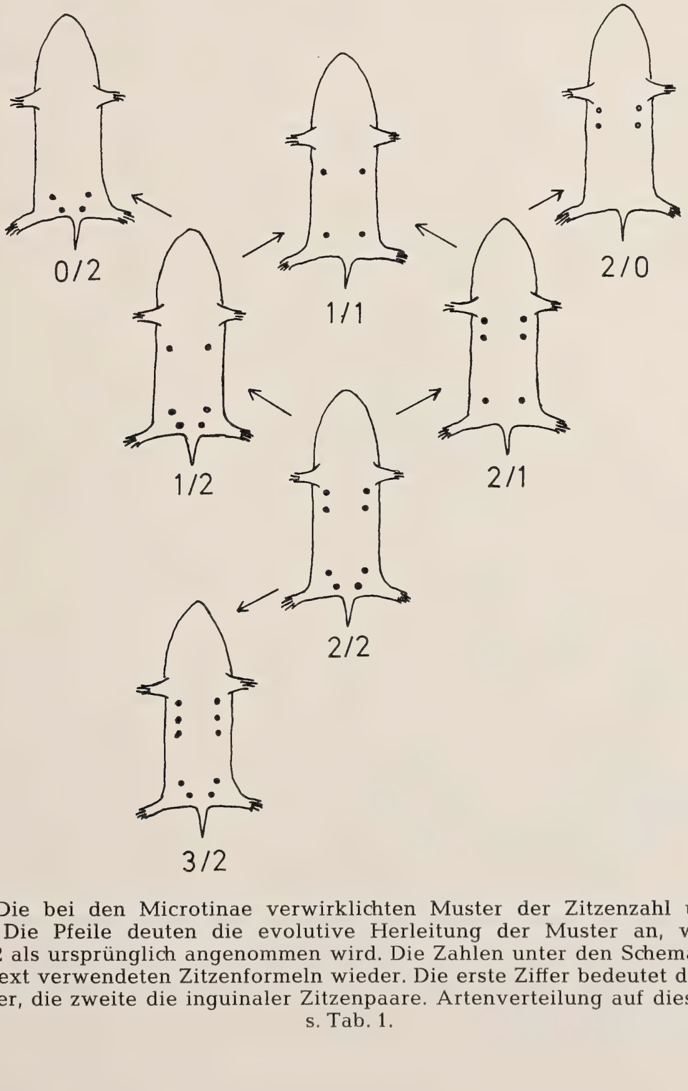


Abb. 1. Die bei den Microtinae verwirklichten Muster der Zitzenzahl und -verteilung. Die Pfeile deuten die evolutive Herleitung der Muster an, wobei die Form 2/2 als ursprünglich angenommen wird. Die Zahlen unter den Schemata geben die im Text verwendeten Zitzenformeln wieder. Die erste Ziffer bedeutet die Anzahl pectoraler, die zweite die inguinaler Zitzenpaare. Artenverteilung auf diese Muster s. Tab. 1.

Tabelle 2: Zitzenzahlen und Wurfgrößen (Embryonenzahlen) bei verschiedenen *Pitymys*-Formen. Zitzenformel wie in Abb. 1.

Pitymys-Form	Zitzenpaare	Quelle	Jungenzahl			Quelle
			Variation	x̄	n	
duodecimcostatus	0/2	5× selbst notiert	2—3	2,7	6	eigene Beobacht.
			1—4	2,7	32	Lefèvre
mariae	0/2	4× selbst notiert	2—4	2,7	6	eigene Beobacht.
subterraneus	0/2	viele Autoren	1—5	2,7	42	Wasilewski
			1—4	2,4	71	Kratochvil (1969)
tatricus	0/2	Kratochvil (1970)	2—4	3,0	61	Kratochvil (1969)
bavaricus	0/2	König (1962)	1×2; 1×3			König (1962)
multiplex	0/2	3× selbst notiert; mehrfach Krapp (mdl.)	2—4	2,9	16	9 eigene Daten + 7 nach Brosset und Heim de Balsac
	1/2	nach Bauer, s. Spitzenberger und Steiner (1962)				
savii Italien	0/2 1/2	je einmal, von Lehmann	3—4	3,3	4	eigene Beobacht.
Sizilien	0/2	nach Krapp (mdl.), 5 Fälle				
	1/2	alte Literatur seit Miller				
atticus	1/2	4× selbst notiert	?			
majori	1/2	Ognev; Spitzenberger und Steiner (1962) 2× notiert;	3—7			Ognev
		keine Ausnahme nach Steiner (1971 mdl.)	3—4	3,3	4	Spitzenberger und Steiner (1962)
thomasi	1/2	Petrov und Kratochvil (mdl. 1971)	?			
schelkovnikovi	2/2	Kratochvil (1970)	?			
pinetorum und andere, amerikanische Formen	0/2	Hall and Kelson	2—5	2,9	9	Hall and Kelson

Die westpaläarktischen *Pitymys*-Arten

Tab. 2 läßt erkennen, daß die meisten Arten 0/2, eine geringere Anzahl 1/2 und nur eine Art 2/2 Zitzenpaare besitzen. Für *P. savii* ist eine innerartliche Variabilität zwischen 0/2 und 1/2 gesichert, bei *P. multiplex* zumindest denkbar. Die Formen mit keinem, einem oder zwei Zitzenpaaren in der Brustgegend verteilen sich geographisch wie in Abb. 2 skizziert. Daraus möchte man schließen, daß die Reduktion schrittweise und weitgehend monophyletisch erfolgt ist. Daß die Evolution von höherer zu geringerer Zitzenzahl fortgeschritten ist und nicht umgekehrt, ist wegen der weiten Verbreitung der Formel 2/2 bei den Microtinen anzunehmen. Die geographische Ordnung dieser Reduktionsreihe von Ost nach West und Nordwest von 8 über 6 zu 6 oder 4 und schließlich nur noch 4 Zitzen spricht dafür, daß die westpaläarktischen *Pitymys* seit ihrer Aufspaltung nach Mammarformen im wesentlichen ihre räumlichen Beziehungen beibehalten haben, sofern nicht eine adaptiv unterschiedliche Bedeutung in den verschiedenen Gebieten diese Ordnung erzwungen hat. Dies ist aber unwahrscheinlich, weil die Arten mit verschiedenen Zitzenformeln nicht unter erkennbar verschiedenen ökologischen Bedingungen leben.

Gewöhnlich besteht eine Korrelation zwischen Zitzenzahl und Wurfgröße sowie in vielen Tiergruppen ein positiver Zusammenhang zwischen Wurfgröße und geographischer Breite. So hat Lord für nordamerikanische *Microtus* eine mittlere Wurfgrößenzunahme von 0,113 je Breitengrad und einen Korrelationskoeffizienten zwischen Wurfgröße und geographischer Breite von r = 0,69 berechnet.

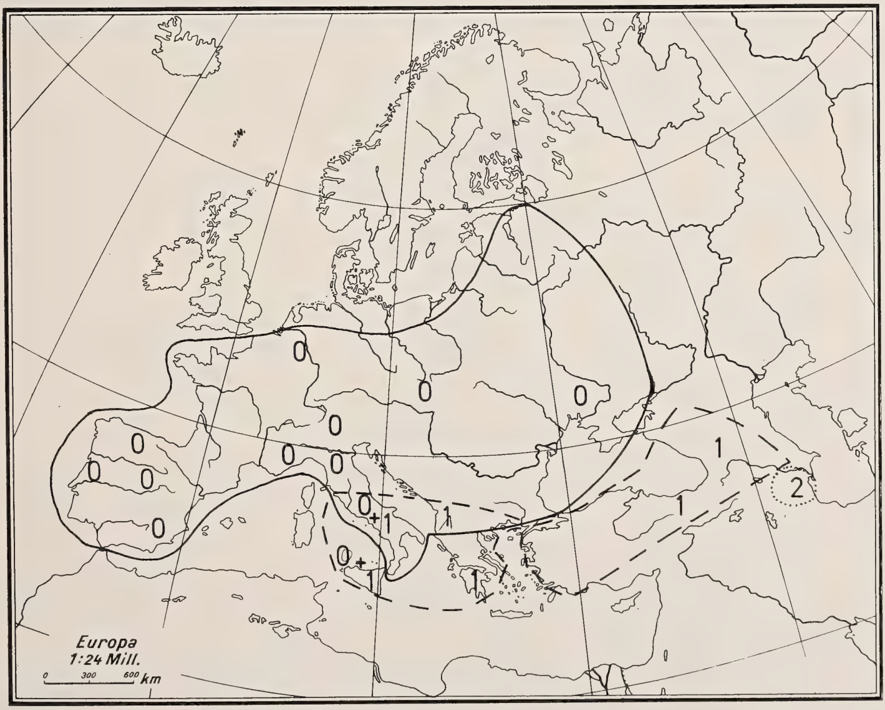


Abb. 2. Die Verbreitung von *Pitymys*-Formen in der Westpaläarktis mit fehlenden Brustzitzen (0; durchgezogene Umgrenzung), mit einem Brustzitzenpaar (1; gestrichelte Grenze) und mit 2 Brustzitzenpaaren (2; Punktlinie).

Tabelle 3: Zitzenpaare, Wurfgröße ($\bar{x}$ = Mittelwert, n = zugrunde liegende Stichprobe) und Nordsüdverbreitung (Breitengrade) bei Microtinen. Arten mit weniger als 4 Zitzenpaaren wurden möglichst vollständig, die übrigen aber nur dann erfaßt, wenn Daten leicht zugänglich waren. Die Nummern sind dieselben wie in Abb.3.

Nr.	Wühlmausform	Quelle	Zitzenpaare	Wurfgröße		Breitengrade
				$\bar{x}$	n	
1	*Eothenomys*	Allen	2	2,2	6	24—35
2	*Microtus mexicanus*	Brown	2	2,4	37	14—37
3	*Pitymys subterraneus*	Wasilewski	2	2,7	42	41—53
4	*Pitymys pinetorum*	Hall and Kelson	2	2,9	9	29—43
5	*Pitymys multiplex*	s. Tab. 2	2	2,9	16	43—47
	Microtus umbrosus	Hall and Kelson	2	?		16—17
6	*Microtus sikimensis*	Gruber	3	2,7	3	27—29
7	*Pitymys majori*	Spitzenberger und Steiner (1962)	3	3,3	4	40—44
8	*Microtus ochrogaster*	Hall and Kelson	3	3,4	58	35—55
9	*Synaptomys cooperi*	Hall and Kelson	3	3,5	9	33—53
	Microtus guatemalensis	Hall and Kelson	3	?		15
	Neofiber alleni	Hall and Kelson	3	?		25—33
	Hyperacrius wynnei	Ellerman	3	?		30—37
10	*Microtus roberti*	Spitzenberger und Steiner (1962)	4	2,7	11	41—44
11	*Microtus nivalis*	Kahmann und Halbgewachs, Dottrens, eigene Beob.	4	3,0	38	33—49
12	*Arvicola terrestris*	Herfs (Zuchtdaten)	4	3,3	107	38—70
13	*Prometheomys*	Spitzenberger und Steiner (1964)	4	3,8	5	41—43
14	*Clethrionomys glareolus*	Claude	4	4,1	49	39—66
15	*Microtus agrestis*	Kratochvil et al.	4	4,1	60	41—65
16	*Myopus schisticolor*	Kalela	4	4,1	35	50—70
17	*Microtus afghanus*	Niethammer (1970)	4	4,3	10	31—39
18	*Microtus longicaudus* (Wyoming)	Hall and Kelson	4	4,8	34	um 43
19	*Microtus brandti*	Reichstein (1962)	4	5,0	22	45—52
20	*Alticola roylei*	Niethammer (1970)	4	5,3	4	33—51
21	*Microtus arvalis*	Reichstein (1964)	4	5,5	2902	40—64
22	*Microtus socialis*	Ondrias	4	5,6	22	32—50
23	*Microtus longicaudus* (Nevada)	Hall and Kelson	4	4,6	39	um 39
24	*Microtus oeconomus*	Stein	4	5,7	25	43—70
25	*Lagurus curtatus*	Hall and Kelson	4	6,1	33	35—48
26	*Microtus montanus*	Hall and Kelson	4	6,3	63	33—51
27	*Lemmus lemmus*	Wildhagen	4	6,4	50	59—70
28	*Lemmus trimucronatus*	Hall and Kelson	4	7,3	12	52—72

Beziehungen zwischen Wurfgröße und Zitzenzahl bei den Microtinen sind aus Tab. 3 und Abb. 3 abzulesen. Zwar ist die Angabe für Wurfgrößen bestimmter Arten problematisch, weil diese Größe innerartlich auch geographisch, jahreszeitlich, ökologisch, altersabhängig und dichtebedingt variiert und Standardbedingungen hier bisher nicht definiert sind. Doch ist die Zuverlässigkeit (Abb. 3 und Tab. 3) für diese Betrachtung hinreichend.

Arten mit nur zwei Zitzenpaaren haben stets wenige Junge in einem Wurf (Mittelwerte 2,2 — 2,9), bei solchen mit drei Paaren ist die Wurfgröße ein wenig höher (2,7 — 3,5), Arten mit vier Paaren schließlich haben meist bedeutend mehr Junge, doch kann ihre Wurfgröße in Ausnahmefällen wie bei der Untergattung *Chionomys* ebenso gering sein wie bei Arten mit nur zwei Paaren. Die Wurfgröße schwankt hier von Art zu Art in weitem Rahmen, in Tab. 3 zwischen 2,7 und 7,3 Jungen. Demnach ist eine niedrige Zitzenzahl stets mit geringer Wurfgröße verbunden, wogegen eine hohe Zitzenzahl nicht notwendig Ausdruck einer hohen Wurfgröße ist. Das ist verständlich, wenn eine höhere Zitzenzahl zur Aufzucht von mehr Jungen notwendig ist. Eine hohe Zitzenzahl bei wenigen Jungen bedeutet dann zwar einen gewissen Luxus, ist aber nicht besonders nachteilig. Der Vergleich der innerartlichen Variabilität von Wurfgröße und Zitzenzahl zeigt, daß die Mammarzahl sehr viel konservativer ist. In der Evolution dürfte sie erst mit einiger Verzögerung der Wurfgröße angepaßt werden. Die

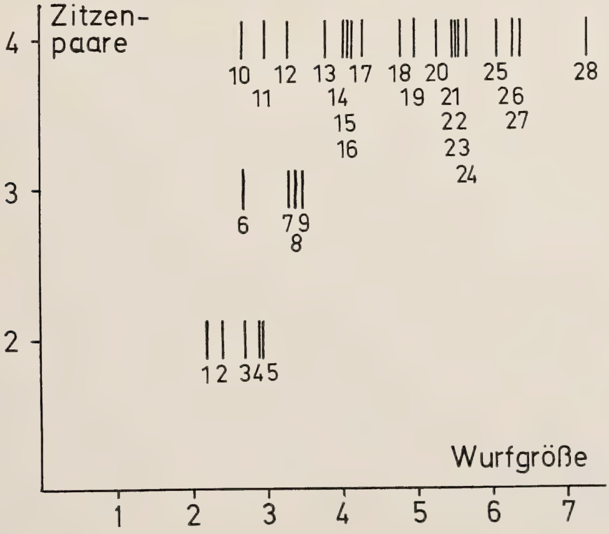


Abb. 3. Mittlere Wurfgröße (Abszisse) und Zitzenzahl (Ordinate) bei verschiedenen Arten der Microtinae. Die Unterlagen finden sich in Tab. 3, deren Nr. die Zahlen im Diagramm entsprechen.

Zitzenzahl erlaubt danach auf das Alter des Erwerbs einer geringen Jungenzahl gewisse Schlüsse. Ist sie ebenfalls reduziert, dürfte die Festlegung einer geringen Wurfgröße weiter zurückliegen als wenn sie den üblichen hohen Wert hat. So darf man folgern, daß in der Untergattung *Chionomys* die geringe Wurfgröße relativ spät erworben wurde.

Die Arten mit reduzierter Zitzenzahl konzentrieren sich am Südrand des Verbreitungsgebietes der Microtinen, wie Tab. 3 und 4 zu entnehmen ist. So kommt *Microtus guatemalensis* bei 15° n. Br., *M. mexicanus* südwärts bis 14° n. Br. und *M. umbrosus* bis 16° n. Br. vor, wogegen keine der weit zahlreicheren Wühlmausarten mit vier Zitzenpaaren 30° n. Br. südwärts unterschreitet. Dafür sind Arten mit wenigen Zitzen nicht sehr weit nach Norden verbreitet. Am weitesten gehen hier in der Alten Welt *Pitymys subterraneus* (53°) und *Microtus ochrogaster* (55°) in der Neuen Welt. Achtzitzen-Wühlmäuse kommen erheblich weiter nördlich vor und überschreiten in einer Anzahl von Arten den Polarkreis (so *Synaptomys borealis, Microtus oeconomus,* die *Lemmus*- und *Dicrostonyx*-Arten sowie *Myopus*).

Tabelle 4: Zitzenzahl und mittlere Nordsüdverbreitung bei den in Tab. 3 aufgeführten Arten von Microtinae.

Zitzenzahl (Paare)	Mittlere Nordsüdverbreitung Streuung	(Breitengrade) $\bar{x}$	n Arten
2	16—45	33	6
3	15—45	34	7
4	35—60	47	18

Zweifellos ist die Südrandverbreitung der zitzenreduzierten Wühlmäuse weder Zufall noch die Ursache einer Abdrängung „unterlegener" Formen an den Arealrand, sondern die Folge einer abnehmenden Wurfgröße mit abnehmender geographischer Breite. Dieser von Lord für eine ganze Anzahl von Säugergruppen in Nordamerika, auch für *Microtus* demonstrierte Zusammenhang wird von Spencer and Steinhoff in folgender Weise gedeutet: Die nordsüdgerichtete Abnahme der Wurfgröße ist ein Indiz dafür, daß sich die optimale Wurfgröße als Selektionsziel in dieser Richtung ändert. Die Nachkommenzahl eines Paares, die ein Maß für den Selektionswert eines Merkmals darstellt, ist das Produkt aus Wurfgröße und Anzahl der aufgezogenen Würfe. Die Lebenserwartung der Kleinsäuger liegt in der Größenordnung von einem Jahr. Da die Fortpflanzungsperiode in nördlicher Richtung zunehmend eingeengt werde, könne ein Weibchen im Norden nicht so viele Würfe produzieren wie im Süden. Es gleiche dieses Minus durch erhöhte Wurfgröße aus. Südlichere Weibchen haben demgegenüber kleinere Würfe, weil dadurch ihr Organismus geschont und die Chance für die Produktion weiterer Würfe erhöht werde. Die Wurfgröße stellt sich also jeweils auf einem Niveau ein, bei dem das Produkt aus Jungenzahl pro Wurf und Anzahl der Würfe im Leben ein Maximum erreicht. Die Anzahl der Würfe im Leben wird unter anderem durch die Lebensdauer und die verfügbare Fortpflanzungszeit bestimmt. Im Süden ist die Wurfgröße gering, damit ein Weibchen viele Würfe produzieren kann. Im Norden kann ein Weibchen wegen der kurzen Vegetationsperiode nur wenige Würfe produzieren. Daher spielt es hier keine Rolle, wenn sein Organismus durch hohe Wurfgrößen stärker strapaziert wird.

Diese Theorie erklärt auch, warum stark subterran lebende Nager keine Nordsüdreduktion der Jungenzahl erfahren und insgesamt kleinere Würfe haben als mehr oberirdisch lebende Arten. Da sie weniger von der Witterung beeinflußt werden, pflanzen sie sich oft unabhängig von der geographischen Breite ganzjährig fort, womit kleine Würfe von Vorteil sind. In diese Vorstellung fügt sich gut der Befund Kratochvils (1969), wonach im Tatragebiet *Pitymys subterraneus* kleinere Würfe, dafür aber eine längere Fortpflanzungsperiode hat als *P. tatricus,* der weniger subterran lebt.

Der Zusammenhang zwischen Zitzenzahl und Wurfgröße wie Zitzenzahl und Verbreitung ergibt sich also aus der engen Beziehung zwischen Verbreitung und Wurfgröße. Ein besonders treffendes Beispiel hierfür ist das Artenpaar *Synaptomys cooperi* (südlicher, nach Asdell im Mittel nur 3 Junge je Wurf, nur 3 Zitzenpaare) und *S. borealis* (nördlicher, gewöhnlich 4 Junge, 4 Zitzenpaare).

Hingegen will sich die Verteilung der Zitzenzahlen bei *Pitymys* (Abb. 2) nicht so recht in dies Schema fügen, auch wenn die Gruppe insgesamt gut hineinpaßt. Ein gewisser Zusammenhang zwischen Wurfgröße und Mammarzahl scheint auch bei *Pitymys* zu bestehen, denn Ognev nennt für *P. majori* (6 Zitzen) 3—7 Embryonen, wogegen deren Anzahl bei Arten mit nur 4 Zitzen zwischen 1 und 5 variiert. Leider sind die Angaben über Wurfgrößen bei den verschiedenen *Pitymys*-Arten noch sehr spärlich.

Die Ansammlung von Microtinen mit reduzierter Zitzenzahl am südlichen Arealrand in Amerika und Eurasien beruht weitgehend auf Konvergenz und nicht einem gemeinsamen Schicksal verwandter Formen (Ausnahme vermutlich aber bei *Pitymys*). Vielfach sind diese Südrandarten zwar Reliktformen mit kleinem Areal, bezüglich der geringen Zitzenzahl aber offensichtlich abgeleitet. Der verbreitete Typ 2/2 dürfte ursprünglich sein. Bezeichnenderweise findet er sich bei allen noch wurzelzähnigen Wühlmäusen, und Wurzelzähnigkeit ist in dieser Gruppe — paläontologisch gesichert — ein ursprüngliches Merkmal. Die Bindung an ein hoch adaptives Merkmal, die Wurfgröße, und die manchmal offensichtliche, innerartliche Variabilität mahnen zwar bei der taxonomischen Bewertung der Zitzenformeln zur Vorsicht, rechtfertigen aber nicht ihren Ausschluß bei solchen Erwägungen. So hat sich der auf Grund dieses Merkmals gefaßte Verdacht, *P. duodecimcostatus* aus Spanien und *P. atticus* aus Griechenland seien entgegen früherer Ansicht nicht konspezifisch, durch Unterschiede im Karyotyp überraschend bestätigt.

Zusammenfassung

Pitymys atticus aus Griechenland hat im Gegensatz zu den meisten übrigen europäischen *Pitymys*-Arten drei Zitzenpaare. Für westpaläarktische *Pitymys* ergibt sich eine geographische Progression in der Anzahl der Milchdrüsen unabhängig von der Artzugehörigkeit von 2 über 3 zu 4 Paaren (Abb. 2).

Bei den Microtinen sind gewöhnlich vier Zitzenpaare ausgebildet. Relativ selten ist diese Zahl geringer. Die Reduktion hat sich mehrfach unabhängig und nach unterschiedlichen Mustern vollzogen (Abb. 1, Tab. 1), ist aber stets mit geringer Wurfgröße und mehr südlichem Vorkommen korreliert.

Summary

Pitymys atticus from Greece has three pairs of teats — one pectoral, two inguinal — while most of the other European *Pitymys* species only have two inguinal. In western palearctic *Pitymys* there is a geographic progression in teat number from two over three to four pairs (fig. 2).

Most of the microtine species posses four pairs of teats, and only in a few instances this number is reduced. The reduction has occured several times independantly and on the line of different patterns (fig. 1, tab. 1). It is always correlated with a smaller litter size and an occurence near the southern edge of over all microtine distribution.

Schriftenverzeichnis

Allen, G. M. (1938, 1940): Mammals of China and Mongolia (2. Bd.). New York: American Museum of Natural History.

Asdell, A. (1964): Patterns of Mammalian Reproduction. London.

Brink, F. H. van den (1957): Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. Hamburg.

Brosset, A., et H. Heim de Balsac (1967): Les Micromammifères du Vercors. Mammalia 31, 325—346.

Brown, L. N. (1968): Smallness of litter size in the Mexican Vole. J. Mamm. 49, 159.

Claude, C. (1970): Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz. Revue Suisse Zool. 77, 435—480.

Dottrens, E. (1962): *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc National. Ergebn. wiss. Untersuch. im schweizer. Nationalpark 7 (N. F.), 429—452.

Fitch, H. S. (1957): Aspects of Reproduction and Development in the Prairie Vole *(Microtus ochrogaster)*. University of Kansas Publ. 10, 129—161.

Frank, F. (1962): Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus* (L.). Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 87—167.

Gruber, U. (1969): Tiergeographische, ökologische und bionomische Untersuchungen an kleinen Säugetieren in Ost-Nepal. Khumbu Himal, Ergebn. Forsch.-Unternehmen Nepal Himalaya 3, Lfg. 2, 197—312.

Hall, E. R., and K. R. Kelson (1959): The mammals of North America. 2 Bd., New York.

Herfs, A. (1939): Über die Fortpflanzung und Vermehrung der „Großen Wühlmaus" (*Arvicola terrestris* L.). Nachr. Schädlingsbek. 14, 92—193.

Hoffmann, M. (1958): Die Bisamratte. Leipzig.

Hooper, E. T., and B. S. Hart (1962): A Synopsis of Recent North American Microtine Rodents. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan Nr. 120, 68 S.

Kahmann, H., und J. Halbgewachs (1962): Beobachtungen an der Schneemaus, *Microtus nivalis* Martins, 1842, in den Bayerischen Alpen. Säugetierk. Mitt. 10, 64—82.

Kalela, O. (1963): Beiträge zur Biologie des Waldlemmings, *Myopus schisticolor* (Lillj.). Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. „Vanamo" 18: suppl., 3—96.

Kratochvil, J. (1969): Der Geschlechtszyklus der Weibchen von *Pitymys subterraneus* und *P. tatricus* (Rodentia) in der Hohen Tatra. Zool. Listy 18, 99—120.

— (1970): *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodential). Acta Scientiarium Naturalium Acad. Sci. Bohemoslovacae Brno Nov. Ser. 4, 1—63.

— (171): Der Status der Populationen der Gattung *Pitymys* aus Attika (Rodentia, Mamm.). Zool. Listy 20, 197—206.

Kratochvil, J., J. Pelikan und Z. Sebek (1956): Eine Analyse von vier Populationen der Erdwühlmaus aus der Tschechoslowakei. Zool. Listy, 5, 63—82.

Lefèvre, Ch. (1966): Étude de la croissance en élevage de *Pitymys duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps, originaires du Gard. Mammalia 30, 56—63.

Lord, R. D. (1960): Litter size and latitude in North American mammals. Amer. Midland Nat. 64, 488—499.

Niethammer, J. (1970): Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. Bonn. zool. Beitr. 21, 1—24.

— (1972): Zur Taxonomie von *Pitymys atticus*. Bericht Symposium Theriologicum II in Brno, 1971. Im Druck.

Ognev, S. I. (1950): Mammals of the U.S.S.R. and adjacient countries Vol. VII Rodents. Englische Übersetzung 1964 durch IPST Jerusalem.

Ondrias, J. C. (1965): Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. Mammalia 29, 489—506.

Reichstein, H. (1962): Beiträge zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus (Phaeomys) brandti* (Radde, 1861). Z. Säugetierk. 27, 146—163.

— (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). Z. wiss. Zool. 170, 112—222.

Spencer, W., and H. W. Steinhoff (1968): An explanation of geographic variation in litter size. J. Mamm. 49, 281—286.

Spitzenberger, F., und H. Steiner (1962): Über Insektenfresser (Insectivora) und Wühlmäuse (Microtinae) der nordosttürkischen Feuchtwälder. Bonn. zool. Beitr. 13, 284—310.

— (1964): *Prometheomys schaposchnikovi* Satunin, 1901, in Nordost-Kleinasien. Z. Säugetierk. 29, 116—124.

Stein, G. H. W. (1938): Biologische Studien an deutschen Kleinsäugern. Arch. Nat.-Gesch. N. F. 7.

Wasilewski, W. (1960): Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus, *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps 1836). Acta Theriol. 4, 185—247.

Wildhagen, A. (1953): On the reproduction of voles and lemming in Norway. Statens Viltundersøkelser, Oslo.

Winking, H. (1972): Die Karyotypen der iberischen *Pitymys*-Arten. Bericht Symposium Theriologicum II in Brno, 1971. Im Druck.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Jochen Niethammer, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Zool. Institut.

Süßwassermuscheln als tierische Zukost des Bisam, *Ondatra zibethica*[1])

Von

REMMER AKKERMANN, Oldenburg

Am Dümmer, einem 15 qkm großen Verlandungssee in Nordwestdeutschland, leben Bisame ganzjährig in Schilfburgen. Der grünliche Kot ist im Sommer Zeichen einer vorwiegend pflanzlichen Ernährung. Als Futterpflanzen werden bevorzugt Blätter und Rhizome von Schilfrohr *(Phragmites),* Rohrkolben *(Typha)* sowie Wurzelstöcke von See- und Teichrosen (Nymphaceen) genommen. Obwohl der See während der Vegetationszeit reichlich Pflanzennahrung bietet, verzehren hier Bisame zusätzlich zu allen Jahreszeiten Muschelfleisch. Bißspuren, unverfaulte Schließmuskelreste und Festigkeit der Muschelschalen weisen auf frischen Verzehr hin.

Ob Muscheln auch als Nahrungsreserve gesammelt werden, ist nicht sicher. In einer von 25 geöffneten Schilfburgen, die befahren waren und benachbart lagen, fand ich in einem halb im Wasser liegenden Gang sieben Teichmuscheln *(Anodonta cygnea)* auf zwei bereits ausgefressenen Muschelschalen. Eine ebenfalls noch lebende *Anodonta* war als Baumaterial in die obere Burgwandung eingebaut. Weitere sechs leere Muschelschalen lagen auf der Außenwand. Sie mußten hier nachträglich vom Bisam deponiert worden sein, da nirgendwo Bruchstücke zu finden waren.

Muschelfutterplätze sind an der seeseitigen Peripherie der bis zu 300 m breiten Verlandungszone des Dümmer überall anzutreffen. Sie befinden sich oft am Ende eines Laufpfades (Schwimmstraßen sind wegen der zusammenhängenden starken Verlandungsdecke seltener).

Die Futterplätze werden wiederholt benutzt. Davon zeugen Schalenreste von bis zu 17 Muscheln.

In Übereinstimmung mit den Angaben von Brander (1955) werden (große) *Anodonta cygnea* (Länge 6,8—16,4 cm, Höhe 4,3—9,4 cm), also dünnschalige Muscheln, bevorzugt gefangen. Von den kleineren dickschaligen Malermuscheln *(Unio pictorum)* ist am See kein aufgebrochenes Exemplar gefunden worden, obwohl sie dort mindestens ebenso zahlreich vorkommen.

Die *Anodonta*-Schalen der Futterplätze wiesen in der Mehrzahl mehr oder minder starke Verletzungen auf. Unversehrt blieb ein kleiner Teil meist junger Muscheln. Ihr Schließmuskelwiderstand war offenbar so ge-

---

[1]) Gefördert durch Forschungsmittel des Bundesministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (BML).

ring, daß die Schalen mit den Incisiven des Bisam aufgehebelt werden konnten. Die in einem etwa 20 ha großen Dümmerareal von 7 Muschelfutterplätzen abgesuchten 88 Schalenreste von *Anodonta* waren linksschalig (47), rechtsschalig (37) oder gar nicht (4, davon 3 kleiner als 7,5 cm Länge) verletzt. Welche Schale aufgebissen, wie also die Muschel dabei gehalten wird, ist demzufolge nicht einheitlich. Von 12 Muscheln eines Futterplatzes waren 7 linksseitig und 5 rechtsseitig beschädigt. Ob das auf ungleiche individuelle Öffnungsmethoden hinweist, läßt sich nicht beurteilen, da vielleicht mehrere Angehörige einer Familie denselben Platz benutzen.

Bei den vom Bisam geöffneten *Anodonta*-Schalen fallen die paarigen Bißstellen am unbeschädigten Schalenrand auf (Abb. 1). Dagegen sind weder Schalenrisse oder Schalenperforationen, noch Ligamentrisse beobachtet worden. Der Bisam öffnet diese Muschel also in den meisten Fällen nicht dadurch, daß er zwei Incisiven zwischen die Schalen schiebt und diese hebelartig auseinanderdrückt, auch wird das Ligament nicht durchtrennt, vielmehr zerbeißt er die dünne Außenkante beider Schalenklappen, um von da aus eine Seite mit den Zähnen stückweise aufzubrechen (Abb. 1 u. 2). Die schrägen Abbruchkanten lassen die typische Schichtung der Schale erkennen. Abb. 3 zeigt eine der wenigen großen Muscheln, die mit hebelartig angreifenden Zähnen und nach außen ziehenden Krallen des Bisam geöffnet worden sein mußten. Daß diese Teichmuschel der gewaltsamen Öffnung Widerstand entgegengesetzt hat, beweisen die Rutsch- und Kratzspuren auf den Außenseiten der Schalen.

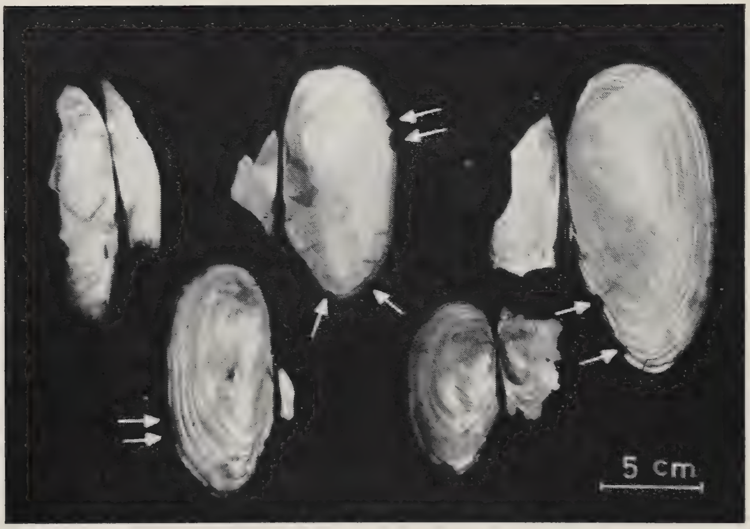


Abb. 1. Vom Bisam geöffnete *Anodonta cygnea* (Innenseiten). Die Pfeile weisen auf Zahneinwirkungen hin. Schalenrisse sind durch Lagerung entstanden.

Riedel (1950) hat den Bisam beim Muschelfressen beobachtet, teilte jedoch Näheres nicht mit. Einzelheiten des Freßvorgangs konnte ich am 24. 6. 1971 zwischen 18.45 und 19.05 Uhr aus vier Metern Entfernung vom Boot aus beobachten. Ein starker Bisam tauchte mit einer 12 cm langen *Anodonta* im Maul auf, mit der er zu einer Deckung bietenden kleinen Schilfinsel vor der Verlandungszone schwamm. Hier legte er die Muschel ab, um sie dann beiderseits mit den Vorderfüßen zu erfassen und längs zum Maul zu heben. Ein Schalenstück nach dem anderen wurde abgebissen;

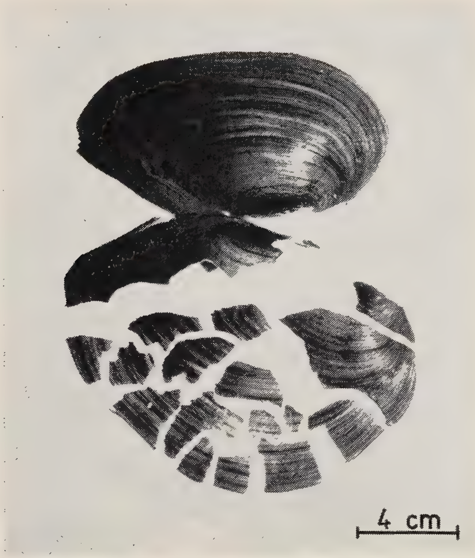


Abb. 2. Bruchstücke der rechten Schale und restlicher Schalenkörper einer vom Bisam geöffneten *Anodonta cygnea.*

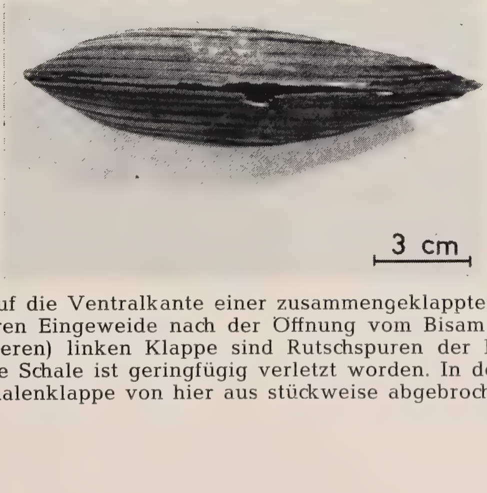


Abb. 3. Aufsicht auf die Ventralkante einer zusammengeklappten Schale von *Anodonta cygnea,* deren Eingeweide nach der Öffnung vom Bisam gefressen worden sind. Auf der (oberen) linken Klappe sind Rutschspuren der Bisamzähne zu erkennen. Die dünne Schale ist geringfügig verletzt worden. In der Regel wird eine Schalenklappe von hier aus stückweise abgebrochen.

dabei drehte der Bisam seinen Kopf oft seitwärts. Leichtes Kopfschütteln ließ jedes Schalenteil zu Boden fallen. Aus einer nach 5 Bissen entstandenen Öffnung versuchte der Bisam die elastischen Kiemen der wieder niedergelegten Muschel herauszuziehen, was noch nicht gelang. Nach weiterem Freilegen der Eingeweide — insgesamt wurden 16 Schalenstücke abgebrochen (s. Abb. 2) — hielt der Bisam die Muschel mit dem rechten Vorderfuß am Boden fest. Einen Teil der noch fixierten Kiemen zogen die Schneidezähne heraus. Der linke Vorderfuß umfaßte das gespannte Kiemenband so, daß es bei weiterer Dehnung durch den sich ruckartig nach oben bewegenden Kopf des Bisam zerriß. Unter schnellen Kaubewegungen wurde der Kiemenlappen verzehrt. Dieser Vorgang wiederholte sich dreimal. Die letzten Fleischteile wurden aus der Schale herausgeholt, indem der linke Vorderfuß die unverletzt gebliebene linke Schalenklappe gegen den Kopf anwinkelte. Das rechte Schalenrelikt wurde dabei durch die Krallen des anderen Fußes nach unten gedrückt. Unter mehrfachem Wenden des Kopfes wurden alle Weichteile verzehrt. Lediglich die Ansätze der Schließmuskeln blieben übrig. Nach der Mahlzeit fraß der Bisam Schilfblätter, die er mit Maul und Vorderfüßen heruntergezogen hatte, und aus dem Schlamm gewühlte Rohrkolbenrhizome. Die eingesammelten Bruchstücke der Muschel sind in der Rekonstruktion von Abb. 2 wieder zusammengefügt worden.

Eine andere Situation zeigte sich von Februar bis April 1971 am (später bisamfrei gefangenen) Randkanal, einem 500 m westlich des Dümmer verlaufenden 5 m breiten Entwässerungskanal. Er wurde dreimal abgesucht. An beiden Ufern lagen auf einem 400 m langen Abschnitt, der besonders stark befallen war, außer Schalen von *Anodota* auch solche von *Unio* im Zahlenverhältnis 3 : 1. Einige Stellen waren mit Schalen geradezu bepflastert. Diese lagen meist vor der Einfahrt zur Erdburg im Ufer. Hier hat offenbar der Hunger die Bisame während der kalten Jahreszeit infolge mangelnder pflanzlicher Nahrung zur Muscheldiät gezwungen, zumal dickschalige Muscheln genommen wurden, die schwerer zu öffnen waren.

Von 105 *Anodonta* aller Altersstufen sind 37 linksschalig und 51 rechtsschalig verletzt worden; 11 Muscheln, davon 9 kleiner als 7,5 cm Länge, waren beidschalig verletzt (s. Abb. 1). Das ergänzt die Beobachtungen Hoffmanns (1958), denenzufolge von der Schale nur immer die eine Hälfte beschädigt worden war. Sechs Muscheln, davon 4 kleiner als 7,5 cm, waren ohne Beschädigung geöffnet worden.

Die 36 dickschaligen *Unio* aller Größen (Länge 3,7—10,5 cm, Höhe 2,0 bis 5,2 cm) weisen nur geringfügige Verletzungen auf. An der Außenkante beider Schalenhälften sind 1 bis 3 paarige Bißspuren zu sehen, vor allem an der stumpfen Vorderseite (26), seltener an der Längsseite (3), kombiniert an beiden (3) oder an der hinteren Kante (4). Die Schalen scheinen also jedesmal aufgehebelt worden zu sein. Die Abdrücke sind aber wegen der stärkeren Schale wenig deutlich; Schalenbrüche habe ich niemals festgestellt. Das *Unio*-Material von Brander (1955) war dagegen zu 4 Prozent zerbrochen.

Breite Rutschspuren sind ein Zeichen dafür, daß die Zähne keinen festen Halt gefunden haben. Der Bisam dürfte die Muscheln deshalb am Vorder- oder Hinterende aufbrechen, weil er die relativ schmale *Unio* mit den Füßen am besten vertikal festhalten kann. Zudem schließt *Unio* an der Vorderseite nicht vollständig. Ungeklärt bleibt, ob das Erfassen des Muschelfußes mit zur schnellen Öffnung beiträgt.

Zusammenfassung

Neben der pflanzlichen Hauptnahrung wird von Bisamen auf zahlreichen wiederholt benutzten Futterplätzen des Dümmer nur die Teichmuschel, *Anodonta cygnea,* das ganze Jahr hindurch als Zusatzkost verzehrt, obwohl das Angebot an *Unio pictorum* ebenso groß ist. Das ist auf die geringe Schalendicke von *Anodonta* zurückzuführen. Der Bisam öffnet die dünne Schale durch stückweises Zerbeißen einer Schalenklappe. Andere Öffnungsmethoden werden weniger häufig angewandt. An einem Randkanal des Sees sind im Frühjahr neben *Anodonta* auch die hartschaligen *Unio pictorum* aufgenommen worden, und zwar im Verhältnis 3 : 1. Außer geringfügigen Zahneinwirkungen sind die *Unio*-Schalen nicht verletzt worden. Das vorliegende Schalenmaterial läßt erkennen, daß *Ondatra* zum Öffnen von *Anodonta* keine Universalmethode anwendet, die *Unio*-Schalen hingegen einheitlich aufhebelt.

Literatur

Brander, T. (1955): Weitere Beobachtungen zur Muscheldiät der Bisamratte. — Arch. Hydrobiol. 51, p. 261—266.

Hoffmann, M. (1958): Die Bisamratte. — Leipzig.

Riedel, J. (1950): Die Bisamratte als Muschelfresser. — Zool. Garten 16, p. 203.

Anschrift des Verfassers: Diplom-Biologe Remmer Akkermann, 29 Oldenburg (Oldb.), Rohrdommelweg 6.

Die Liste der Vogelarten von S. Miguel/Azoren des Gaspar Fructuoso († 1591)

Von

SIGRID KNECHT und ULRICH SCHEER

Die in unserer Arbeit über die Vögel der Azoren (Bonn. zool. Beitr. 1971) erwähnte Vogelliste von G. Fructuoso bietet die seltene Gelegenheit, den heutigen Vogelbestand einer Insel mit demjenigen vor 500 Jahren zu vergleichen, als die portugiesischen Entdecker die bis dahin menschenleeren Azoren besiedelten, denn Gaspar Fructuoso († 1591), Pfarrer auf S. Miguel, hat in dem mehrbändigen Werk „Saudades da Terra", das die Inseln vom Beginn der Besiedlung bis ins 16. Jahrhundert beschreibt, genaue ornithologische Angaben gemacht und eine Liste der auf S. Miguel (und anderen Azoreninseln?) vorkommenden Arten aufgestellt. Da diese Liste (abgedruckt im 6. Buch der mehrbändigen „Saudades da terra" 1924—1931) für Ornithologen nur schwer zugänglich, aber in verschiedener Hinsicht besonders bedeutungsvoll ist, lassen wir sie hier als Anhang an unsere oben erwähnte Avifauna der Azoren und mit einigen Vorbemerkungen versehen folgen.

Von den bis Ende des 16. Jahrhunderts ursprünglichen oder eingeführten (?) 12 Landbrutvogelarten — Felsen- und Ringeltaube, Amsel, Wachtel, Rothuhn, Kanariengirlitz, Mönchsgrasmücke, Buchfink, Gebirgstelze, Kleinspecht, Gimpel, Mäusebussard — ist z. B. der Kleinspecht heute ausgestorben (infolge der Waldvernichtung?). Andererseits fehlen die Waldschnepfe, die sehr seltene Waldohreule, die nur auf Flores und Pico (S. Jorge?) brütende Bekassine. Letztere kannte Fructuoso nicht aus eigener Beobachtung, wie auch nicht das azorische Teichhuhn von Terceira (*Gallinula chloropus correiana*), möglicherweise 1962/63 ausgerottet. Als Zugvögel erwähnt er die auf Flores brütende Stockente, das (auf Terceira) selten gewordene Bläßhuhn, Rauchschwalbe, Saat- und Rabenkrähe, Habicht, Falkenarten, speziell Turmfalk, sowie Feldlerche, als eingeführte und inzwischen wieder verschwundene Arten Perlhuhn¹) und Truthuhn. Den noch nicht gesicherten, wenn auch als Brutvogel vermuteten Fischreiher führt Fructuoso als ständigen Bewohner von S. Miguel an.

Die Wachtel wurde — nach Fructuoso — durch Ruy Gonçales da Camera, den 5. Generalkapitän von S. Miguel, im Jahr 1510 zusammen mit

---

¹) Das Perlhuhn war von den Portugiesen im 16. Jahrhundert auch auf den Capverdischen Inseln und Annobón, von den Spaniern später auch auf Großen und Kleinen Antillen eingebürgert worden (Stresemann, Zool. Jb. Syst. 88, 1960, p. 31—56). G. N.

dem Perlhuhn aus Madeira eingeführt (s. 4. Buch, Kap. 55). Letzteres vermehrte sich rasch und wurde durch Bejagung wieder ausgerottet. Wenn die Wachtel von Madeira (Rasse *Coturnix c. confisa*) wirklich nach den Azoren gebracht wurde, so ist es erstaunlich, daß sich seither eine Azorenrasse (*conturbans*) ausbildete, die der südafrikanischen (*africana*) näher steht als der von Madeira. Hier scheint sich Fructuoso geirrt zu haben. Denn die Wachtel gehört aller Wahrscheinlichkeit nach zur ursprünglichen Azoren-Ornis, ist jedoch eine Art, die unregelmäßig vorkommt (jedenfalls auf Flores und Corvo). Vielleicht hatte sie im 15. Jahrhundert eine so geringe Population, daß die ersten Siedler, die wahrscheinlich keine Ornithologen waren, sie nicht bemerkten. Wenn Anfang des 16. Jahrhunderts tatsächlich Wachteln der Madeira-Rasse eingebürgert wurden, so ist diese zumindest heute wieder verschwunden. Ebenso strittig ist, ob die einzige heute auf den Azoren vorkommende Greifvogelart *Buteo buteo rothschildi* zum ursprünglichen Bestand gehört oder erst nach der Besiedlung eingeführt wurde und sich in wenigen Jahrhunderten zu einer neuen Azorenrasse umwandelte und ferner, ob der Habicht bei Ankunft der Siedler vorhanden war und erst später verschwand. Wurden die Açores (Habichtsinseln) tatsächlich nach dort vorkommenden Habichten benannt, oder gab es von Anbeginn an nur Bussarde, wurden also beide Arten verwechselt?

Gaspar Fructuoso schreibt ausdrücklich, daß Habichte, zusammen mit Schwalben, Raben und Falken als Zugvögel „manchmal von draußen kommen. Man sieht sie hier (S. Miguel) . . . und über Terceira . . . , wo es viele und schöne Habichte zu geben pflegte, die jedoch heute (also zu Fructuosos Lebzeiten im 16. Jahrhundert) schon wieder verschwunden sind (4. Buch, S. 45 und 6. Buch, S. 53).

„Diese Inseln heißen Azoren; einige glauben, wegen der großen Zahl von Habichten, die es bei der Entdeckung der Inseln gab. Und noch gibt es einige, wenn auch wenige, und manchmal zugeflogen. Jetzt sind es schon nicht mehr so viel wie früher . . . ; diese Habichte sind heller als die von Irland und nicht so stark, sie sind leichter . . . Andere Leute versichern, daß diese Inseln ‚Azoren' heißen wegen der vielen Bussarde, die es gab und gibt, und denen die Habichte ähneln. Und da die ersten Entdecker glaubten, die Bussarde seien Habichte, nannten sie diese Inseln ‚Ilhas dos Açores'" (6. Buch, Kap. 1, Seite 3).

Eine ähnliche ungenaue Trennung beider Greifvogelarten nimmt auch 100 Jahre vor Fructuoso um 1460 der Seemann und Chronist Diogo de Sintra vor: „. . . sie fanden die Inseln unbewohnt und sahen viele Habichte oder Bussarde und andere Vögel. Sie kamen zur zweiten Insel und fanden viel Bussarde. Sie sahen eine andere Insel . . . voller Bäume, Vögel und Habichte."

Fructuoso	wissenschaftlicher Name	deutscher Name
1. Açor	*Accipiter gentilis*	Habicht
2. Aden	*Anas platyrhynchos*	Stockente
3. Alauda	*Alauda arvensis*	Feldlerche
4. Alvéola (Alveloa)	*Motacilla cinerea patriciae*	Gebirgsstelze
5. Angelito	*Hydrobates pelagicus*	Sturmschwalbe
6. Bilhafre (Milhafre)	*Buteo buteo rothschildi*	Bussard
7. Boeiro	*Puffinus puffinus*	Schwarzschnabel-Sturmtaucher
8. Cagarra	*Calonectris diomedea borealis*	Gelbschnabel-Sturmtaucher
9. Calca-mares	*Hydrobates pelagicus*	Sturmschwalbe
10. Canário	*Serinus canaria*	Kanariengirlitz
11. Codorniz	*Coturnix coturnix conturbans*	Wachtel
12. Corvo	*Corvus corax* oder *corone*, *Coleus monedula*	Rabe, Rabenkrähe, Dohle
13. Estapagado	*Puffinus puffinus*	Schwarzschnabel-Sturmtaucher
14. Estorninho	*Sturnus vulgaris granti*	Star
15. Ferifolha	*Regulus regulus*	Winter-Goldhähnchen
16. Falcão	*Falco* spec.	Falken-Arten
17. Furulho	*Puffinus assimilis baroli*	Schiefer-Sturm-Taucher
18. Galeirão	*Fulica atra*	Bläßhuhn
19. Galinha (G. da Guiné)	*Numida galeata*	Perlhuhn
20. Galipavo	*Meleagris gallopavo*	Truthuhn
21. Garajau (Garajão)	*Sterna hirundo*	Flußseeschwalbe
22. Garça	*Ardea cinerea* et al.	Fischreiher u. andere
23. Gaivota	*Larus* spec.	Möwen-Arten
24. Gavião	*Accipiter nisus*	Turmfalke
25. Gavina (Ganhoa)	*Larus* spec.	Möwen-Arten
26. Gralha	*Corvus frugilegus*	Saatkrähe
27. Lavandeira	*Motacilla cinerea patriciae*	Gebirgsstelze
28. Maçarico	*Anas platyrhynchos*	Stockente
29. Marreca	verschiedene Arten der *Charadriidae* und *Scolopacidae* (*Numenius, Limosa, Tringa, Calidris, Charadrius, Arenaria*)	verschiedene Wattvögel
30. Melrosa	*Turdus merula azorensis*	Amsel
31. Pata	*Anas platyrhynchos* et al.	Stockente u. andere
32. Pardela	*Calonectris diomedea borealis*	Gelbschnabel-Sturmtaucher
33. Perdiz	*Alectoris rufa hispanica*	Rothuhn
34. Peto	*Dendrocopos minor*	Kleinspecht
35. Pomba	*Columba livia atlantis*	Felsentaube
36. Pomba torcaz	*Columba palumbus azorica*	Ringeltaube
37. Tintilhão	*Fringilla coelebs moreletti*	Buchfink
38. Toutinegra	*Sylvia atricapilla atlantis*	Mönchsgrasmücke

Im 6. Buch, S. 58 schreibt Fructuoso, „... daß von der Insel Flores einige Habichte nach Terceira gebracht werden, die sie dann an den portugiesischen Hof schicken" (offenbar als Jagdhabichte anstelle von Jagdfalken).

Die im 6. Buch aufgeführten Arten sind mit den alten, zu Fructuosos Zeiten üblichen Trivialnamen bezeichnet, die z. T. den heutigen Portugiesen nicht mehr verständlich sind (z. B. ist Cagarra heute Cagarro und Furulho heute Fru).

Berichtigung

in Bonn. zool. Beitr. 1971, H. 3/4 „Die Vögel der Azoren")

S. 279: Nr. 3, *Puffinus puffinus:* statt auf Terceira wird der Schwarzschnabel-Sturmtaucher auf Graciosa vermutet.

S. 280: Nr. 11, *Alectoris rufa hispanica:* statt auf S. Jorge wurde das Rothuhn auf Pico beobachtet.

Buchbesprechungen

Abercrombie, M., C. J. Hickman und M. L. Johnson (1971): Taschenlexikon der Biologie. Übersetzt nach der 6. englischen Auflage von J. Querner. Mit 257 S. und 10 Abb. Gustav Fischer Stuttgart.

„Bei der Auswahl von ca. zweitausend Stichwörtern haben wir gewiß manchen Mißgriff getan. Zudem waren wir gezwungen, die Informationsmenge pro Stichwort streng zu begrenzen, und hierbei haben wir sicher manchen Akzent falsch gesetzt." Mit dieser Vorbemerkung nehmen die Autoren dem Rezensenten das Wort aus dem Mund. Das kleine Lexikon ist ganz brauchbar, leider aber zu unvollständig, ungleichmäßig und in den Definitionen zu unscharf. Ein Grund mag darin liegen, daß eine Auswahl von Stichworten, die im Englischen repräsentativ erscheint, es im Deutschen nicht ist. So findet man zwar „Spezies", „Subspezies" und „Unterart", nicht aber die „Art". Über den Atlas kann man nachlesen, nicht aber über den Axis. Daß es Zytotaxonomie nur bei Pflanzen geben soll und „einige Unterarten im Entstehen begriffene, neue Arten" sind, ist zumindest verwirrend. Sprachlich schlechte Gleichsetzungen wie Allopatrie = getrennte Verbreitungsgebiete oder Taxonomie = System mindern ebenfalls den Nutzen des Büchleins empfindlich. Da es aber zur Zeit kein ähnliches Taschenlexikon gibt und es dabei stets zahlreiche Angriffspunkte für eine Kritik geben dürfte, mag es bei allen Mängeln von einigem Nutzen sein. J. Niethammer

Allgemeine Zoologie (1972). Begründet von A. Kühn, neu bearbeitet von E. Hadorn und R. Wehner. 18. Auflage. Mit 474 S. und 281 Abb. Georg Thieme Verlag Stuttgart.

Der „Kleine Kühn" wurde in seiner 18. Auflage durch die Neubearbeiter beträchtlich umgestaltet. Ganz neu geschrieben sind die Kapitel über Zellbau, Physiologie, Genetik und Ökologie, doch auch die übrigen sind deutlich verändert. Am wenigsten haben sich die „Baupläne der Tiere" gewandelt. Der Charakter eines höchst gehaltvollen, knappen Überblicks über das Gesamtgebiet dem heutigen Stand entsprechend ist erhalten geblieben, wenn nicht verstärkt. Besonders im physiologischen Teil wurde erstaunlich viel Neues eingearbeitet, und es ist ganz unmöglich, die Änderungen auch nur in groben Zügen hier wiederzugeben. Als Beispiele seien genannt: die engere Verschränkung von Ethologie und Neurophysiologie, die Einführung von Regelschemata, die Wiedergabe von Potentialkurven und Feinstrukturen (etwa Drüsenzellen, exkretorische Zellen, Muskeln, Synapsen, Spermien und verschiedenste Sinneszellen), die Behandlung von Populationsgenetik und Produktionsbiologie. Es ist erstaunlich, wie verständlich so viel in einem so knappen Rahmen untergebracht wurde.

Einige kleinere Mängel sind dadurch aber entstanden. So hat zweifellos bisweilen die Anschaulichkeit für den Anfänger abgenommen. In früheren Auflagen etwa fand er noch die Lage und die Anatomie des Seitenlinienorgans der Fische, wogegen er sich jetzt sofort mit der Feinstruktur und den Impulsfolgen bei unterschiedlicher Reizung auseinandersetzen muß. In den Lamellen des Pacinischen Körpers fehlen jetzt die Zellkerne. Eine Cochlea ist nur noch isoliert als Modell und in einem vergrößerten Querschnitt dargestellt.

Manchmal sind Textteile ungenügend aufeinander abgestimmt. So bilden nach S. 18 Metazoen stets zahlreiche Gewebe, wogegen sich nach S. 22 bei den Porifera Gewebe ... „noch nicht abgrenzen" lassen. Generationswechsel (S. 357, 382) und Art (S. 5, 443) sind zweimal mit verschiedenen Worten definiert.

Öfter, besonders im Bereich der Ökologie (Nische, Konkurrenz) und der Systematik (Art, Unterart, Rasse) sind wichtige Definitionen unklar. Die „Artmerkmale" (S. 437) sind symptomatisch für die noch herrschende Vermengung von morphologischer und biologischer Artdefinition. Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ist kein Mechanismus zur Erhaltung konstanter Genfrequenzen (S. 335). Im Verhältnis Räuber — Beute stehende Arten bezeichnet man ebensowenig wie Wirt und Parasit als Konkurrenten (S. 427). Daß Nagerpopulationen nach Übervermehrung auch bei reichlichem Nahrungsangebot zusammenbrechen (S. 425), ist einfach nicht wahr. Feldmäuse sterben dann bisweilen am hypo- (nicht hyper-)glykämischen Schock. Artbildung durch ökologische Isolation wie auch sonst jegliche sympatrische Artbildung sind zumindest noch höchst umstritten (S. 447/448). In diesem Zusammenhang fehlt im Literaturverzeichnis Mayr: Artbegriff und Evolution.

Es ist zu hoffen, daß sich auf dem hier erreichten, sehr erfreulichen Stoff-Niveau mit der nächsten Auflage auch wieder die wünschenswerte Geschlossenheit dieses verbreitetsten Lehrbuchs der Zoologie im deutschen Sprachraum einstellt.

J. Niethammer

Bruun, B. (Text), A. Singer (Ilustration) und C. König (Übersetzung und Bearbeitung): Der Kosmos-Vogelführer. 317 S., 516 Farbbilder, 448 Verbreitungskarten. Franckh, Stuttgart.

Dieses neue Bestimmungsbuch läßt sich am ehesten mit dem „Peterson" vergleichen. Gegenüber diesem besitzt es neben einigen Vorzügen eine ganze Reihe von Nachteilen. Sein größter Vorzug ist der ganz außergewöhnlich geringe Preis von DM 14,80. Ferner besticht es durch die große Zahl von Arten, die abgebildet, beschrieben und in ihrer Verbreitung behandelt sind. Ein weiterer Vorteil ist die farbige Darstellung der Verbreitung: rot für das Brutgebiet, blau für das Überwinterungsgebiet und violett für den Bereich, wo die Art als Jahresvogel auftritt. Sehr begrüßenswert sind die Monatsangaben für die Verweilzeit und die Pfeile zur Kennzeichnung der Hauptabzugrichtung. Ferner ist erfreulich, daß alle europäischen Arten farbig abgebildet und alle vorkommenden Kleider dargestellt sind und daß der behandelte Teil Europas weiter nach Osten und Süden reicht als beim Peterson.

Der gewichtigste Nachteil des Kosmos-Vogelführers ist die mäßige Qualität der Abbildungen. Die Farben entsprechen (beim vorliegenden Exemplar) in sehr vielen Fällen nicht den natürlichen Verhältnissen (besonders Tafel S. 279). Oft stören die unscharfen Konturen und die flüchtige Kolorierung. Häufig hindert das Gedränge auf den Tafeln das Erkennen von Einzelheiten (z. B. 211); dem hätte besonders durch eine geringfügige Verkleinerung der Vögel leicht abgeholfen werden können; zudem erscheint die oberste Bildzeile (Vergleich mit ähnlichen Gruppen) unnütz. Die kleinen Skizzen (Trupps beim Schlafen, Futtersuchen usw.) sagen praktisch nichts aus, sondern füllen lediglich zusätzlich die Tafeln. Ein großer Nachteil ist ferner, daß die Vögel auf einer Tafel nicht immer im gleichen Größenverhältnis abgebildet sind. Es haben sich außerdem einige Fehler eingeschlichen: z. B. fehlen der Kalanderlerche die Armdecken, Krallen der Hinterzehe sind bei den Schafstelzen zu kurz, Wiesenweihe ♂ fehlt die braune Fleckung an der Laufbefiederung, Augenfarben oft ungenau. Während die typische Haltung meist gut getroffen ist, stimmen öfter die Proportionen nicht (z. B. Baumfalke zu langbeinig, Ringeltaube zu kurzschwänzig), oft sind die Beine zu weit vorne angesetzt oder zu kurz (z. B. Austernfischer). In vielen Fällen ist deutlich zu sehen, daß Singer Bälge als Vorlage hatte.

Die Verbreitungskarten sind zu klein. Man vermißt Spitzbergen, das z. Z. mehr und mehr in den Blickpunkt mitteleuropäischer Ornithologen gerät. Die Verteilung der Kärtchen über die Seite ist oft unglücklich; es hätte sich sicher einrichten lassen, daß auch im deutschen Text das Kärtchen stets zur richtigen Art gestellt wird. Die Beschriftung der Kärtchen steht einmal darüber, einmal darunter — was zu Verwechslungen führen kann.

Der Text ist knapp gehalten und klar. Bei den Artbeschreibungen ist die Reihenfolge stets gleich: Kennzeichen, Gesamtlänge (Spannweite), Stimme, Biotop, Wanderungen. Gegenüber dem Peterson mußte jedoch Wesentliches zu Gunsten der Kürze wegfallen.

Der Einband ist von geringer Qualität, so daß dieses Buch das Herumtragen in der Tasche nicht lange unbeschadet überstehen wird. Alles in allem dürfte der Kosmos-Vogelführer wegen seines niedrigen Preises eine weite Verbreitung finden und auch Peterson-Besitzern als Ergänzung willkommen sein. G. Rheinwald

Clark, R. B., and A. L. Panchen (1971): Synopsis of Animals Classification. Mit 126 S. und 33 Abb. Chapman and Hall Ltd., London.

Dies kurzgefaßte System der Tiere ist aus Kursen am zoologischen Institut der Universität in Newcastle upon Tyne hervorgegangen und enthält die Diagnosen der höheren Taxa bis zur Ordnung, ganz gelegentlich auch zur Unterordnung herab. Fossile Gruppen sind nur bei den Vertebraten mit einbezogen. Fachausdrücke wurden auf ein Minimum beschränkt, um dem Zoologiestudenten das Einarbeiten zu erleichtern.

In seiner Zielsetzung ist das Buch gewiß notwendig und enthält eine brauchbare Zusammenstellung der in der Abgrenzung höherer Taxa maßgeblichen Merkmale, doch kann es deutschen Studenten nicht empfohlen werden, weil es allzusehr von in deutschen Lehrbüchern befolgten Systemen abweicht — Beispiel für Subjektivität der Systeme und „splendid isolation". So fehlen die Protozoen, die Tiere gliedern sich hier in die drei Unterreiche Meso-, Para- und Metazoa, letztere wiederum in Coelenterata, Acoelomata, Pseudocoelomata, protostome, lophophore und deuterostome Coelomata. Statt der drei vertrauten Klassen finden wir deren sechs bei den Plathelminthen, die Vertebraten heißen Craniata. Diplo-, Chilo-, Pauropoden und Symphylen erscheinen als Klassen gleichberechtigt neben Krebsen und Insekten.

Auch verwirrt es, wenn die „Nuda" einmal einen Unterstamm der Schwämme und dann nochmals eine Klasse der Rippenquallen bilden, wenn sie bei den Schwämmen durch Fehlen einer „true epidermis" von anderen Schwämmen unterschieden werden, obwohl kurz zuvor Parazoa „never constitute tissues".

Definitionen von Grundbegriffen fehlen entweder oder sind unvollständig oder irreführend. So ist es laut Einführung Aufgabe der Taxonomie, Tierarten zu benennen und im System einzuordnen. Subspezies sind danach „geographical races, varieties etc."

Solche Mängel dürften den Wert des Buches sehr einschränken.

J. Niethammer

Claus/Grobben/Kühn (1932): Lehrbuch der Zoologie, Spezieller Teil. Neudruck 1971. Mit 727 + VIII S. und 843 Abb. Springer Berlin-Heidelberg-New York.

Der unveränderte Neudruck nach fast 40 Jahren bei einem naturwissenschaftlichen Lehrbuch erscheint angesichts des rapiden Wissenszuwachses wenig sinnvoll. Beim vorliegenden Werk ist er aber insofern gerechtfertigt, als der spezielle Teil des „Klaus/Grobben/Kühn" in seiner Geschlossenheit und Solidität bis heute unübertroffen geblieben ist. Außerdem hat sich das System seither nicht so grundlegend gewandelt wie die Anschauungen in anderen Gebieten der Zoologie, und die Lektüre dieses Lehrbuches macht vieles an seiner historischen Entwicklung verständlich. Man stößt auf Quellen, die durch moderne Lehrbücher nicht mehr bewußt werden.

Für Studenten ist der Band verwirrend, weil sich viele dort benutzte Namen und manche darin vertretene Anschauung seither geändert haben. Als Muster für eine solide Darstellung und als wichtiger Meilenstein in der Evolution der Zoologie hat er heute an Interesse nicht verloren, weshalb der Nachdruck dankbar zu begrüßen ist.

J. Niethammer

Higgins, L. G., und N. D. Riley (1971): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Ein Taschenbuch für Biologen und Naturfreunde. Übersetzt und bearbeitet von W. Forster. Mit 377 S., 760 Farbbildern auf 60 Tafeln und 385 schwarzweißen Abb. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Die Tagfalter Europas ausschließlich der UdSSR, doch mit den Atlasländern und den Kanaren sind hier ähnlich behandelt wie die Vögel im Taschenbuch von Peterson, Mountfort und Hollom: Die 380 Arten des Gebietes finden sich in natürlicher Größe mit Ansicht der Flügel von dorsal und ventral bei ♂ und ♀, oft auch bei typischen Angehörigen verschiedener Unterarten oder Varianten durch den Künstler

B. Hargreaves meisterhaft abgebildet. Die Gegenseite verweist auf wichtigste Kennzeichen und einen ausführlicheren Text, der den wissenschaftlichen und Vulgärnamen in verschiedenen Sprachen, eine ausführliche Beschreibung sowie Angaben über Flugzeiten, Vorkommen, Futterpflanzen der Raupe, Verbreitung und ähnliche Arten enthält. Jeder Art ist außerdem eine kleine Verbreitungskarte beigegeben, die das Buch zu einer Fundgrube für den Zoogeographen macht. Die Angabe des Typusfundorts hingegen erscheint im Rahmen eines solchen Führers entbehrlich.

Das Buch dürfte die Schmetterlingsfreunde ähnlich anregen und zuverlässig führen wie seit langem das Vogelbuch die Ornithologen. Ob allerdings eine intensive Formkenntnis und das Interesse an den Faltern ohne Sammeln aufrecht erhalten werden kann, wie es im Interesse des Naturschutzes eine Vorbemerkung mit Recht fordert, ist leider zu bezweifeln. J. Niethammer

v. Jordans, A. (1970): Die westpalaearktischen Rassen des Formenkreises *Parus major.* — Zool. Abhandl. Staatl. Mus. f. Tierkunde, Dresden, Bd. 31, S. 205—225.

In der Festschrift zum 100. Geburtstage seines Lehrers Otto Kleinschmidt überprüft A. v. Jordans die Rassengliederung der grünrückigen Kohlmeisen, der sog. *major*-Gruppe. Sein reichhaltiges Material führt ihn zu neuen Erkenntnissen insbesondere über die Rassen der Kohlmeise im mediterranen Raum. Ausgangspunkt seiner Vergleiche ist die in vielen Fällen bisher nur unzureichend bekannt gewesene Variationsbreite der einzelnen Populationen. Abschließend wendet sich der Autor gegen die weitverbreitete Auffassung, die Selektion für den einzigen oder wichtigsten Faktor einer morphologischen Differenzierung anzusehen und führt als Grundlage für seine Skepsis neben den Ergebnissen seiner Kohlmeisenforschung weitere Beispiele aus dem Mittelmeergebiet an.

Diese Ergebnisse seien folgendermaßen zusammengefaßt:

Parus m. newtoni Praz. Britische Inseln (35 ♂, 45 ♀).

Parus m. major L. Die Nominatform bewohnt ein riesiges Areal, von Skandinavien bis zum Baikalsee, von Frankreich, Ober- u. Mittelitalien, des größten Teiles der Balkanhalbinsel bis Kleinasien. Die bulgarischen Kohlmeisen (*martinoi* Prostov 1960) rechnet v. Jordans zu major (150 ♂, 110 ♀).

Parus major excelsus Buvry. Nordafrika von Tunis bis Marokko. Eine Überprüfung der Kohlmeisen der Ebenen und der von Hartert 1926 auf Grund der Flügellänge als *P. m. lynesi* abgetrennten Form der Gebirge ergab, daß keine Größenunterschiede feststellbar sind. Auch Vaurie betrachtet *lynesi* als Synonym für *excelsus* (23 ♂, 13 ♀).

Parus major corsus Kl. Bei der Untersuchung von Kohlmeisen aus Korsika (23 ♂, 8 ♀), Spanien (16 ♂, 5 ♀, 5 sex?) und Portugal (13 ♂, 5 ♀) konnte der Autor keine Unterschiede feststellen.

Parus major ecki ssp. n. Sardinien, das sich durch manche faunistische Besonderheit auszeichnet, hat eine Kohlmeisenpopulation mit deutlich anderer Variationsbreite (25 ♂, 9 ♀). Der Autor widmet die Subspecies Herrn Siegfried Eck, Dresden.

Parus major mallorcae Jord. An 16 ♂ u. 12 ♀ stellt der Autor Unterschiede zu zu den benachbarten Rassen fest.

Parus major aphrodite Mad. Die Kohlmeisen von Zypern sind nicht von denen des Peloponnes (*peloponnesius* Parr.) zu trennen. Ebenso stimmen die süditalienischen sowie 6 thrazische Vögel mit *aphrodite* überein; die Abgrenzung der letzteren zu *major* scheint noch nicht geklärt zu sein. Zypern 8 ♂, 8 ♀, Peloponnes 25 ♂, 9 ♀, Süditalien 17 ♂, 10 ♀.

Parus major ssp? Das sizilianische Material (14 ♂, 4 ♀) unterscheidet sich von der Nominatform durch geringere Flügellänge. Allerdings reicht die Anzahl der Stücke nicht aus, um eine Verschiedenheit sicher behaupten zu können.

Parus major niethammeri ssp. n. Auf die Verschiedenheit der Kohlmeisen Kretas von denen Zyperns machte bereits Niethammer aufmerksam, der wegen seines zu geringen Materials von einer Benennung absah. Der Autor bestätigt an 18 ♂ und 8 ♀ diese Feststellung und beschreibt die „durch Färbung und Größe sehr gut gekennzeichnete Form."

Parus major terraesanctae Hart. Trotz des geringen Materials von 9 ♂ u. 7 ♀ läßt sich die Unterscheidbarkeit dieser Form bestätigen.

Parus major blanfordi Praz.

Parus major karelini Sar. Dem Autor lagen aus dem Gebiet des Südufers des Kaspischen Meeres (*karelini*) und südlich des Elbursgebirges (*blanfordi*) lediglich 7 ♂ u. 6 ♀ vor. Sie ließen keine Unterschiede erkennen. Vaurie hatte an umfangreichen Material einen Färbungsunterschied beider Formen gefunden. H. Kelm

Müller-Using, D., und R. Schloeth (1967): Das Verhalten der Hirsche. In: Handbuch der Zoologie, 8. Band/43. Lfg. Mit 60 S. und 37 Abb. (Fotos). W. de Gruyter & Co., Berlin.

Der Titel verspricht insofern zuviel, als fast nur das Verhalten europäischer Cerviden (überwiegend von Reh und Rothirsch) abgehandelt wird, wogegen man vor allem über die Muntjaks und das Moschustier so gut wie nichts findet. Aber auch hinsichtlich der gut bekannten Arten sind, wie die Zusammenstellung zeigt, noch viele Fragen ungeklärt.

Neben den nach Funktionskreisen geordneten, glücklicherweise nicht in das Schema von „Ethogrammen" gepreßten Verhaltensweisen bringt der Beitrag auch in diesem Zusammenhang wichtige ökologische Angaben (Nahrung, Feinde) sowie Bemerkungen über Sinnesorgane und Organe der Signalbildung. Eine nützliche, wenn auch nicht gerade erschöpfende Übersicht, die sich auf künftige Arbeiten recht anregend auswirken dürfte. J. Niethammer

Romer, S. A. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 3. neu bearbeitete Auflage, übersetzt und bearbeitet von H. Frick. Mit 590 S. und 415 Abb. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Die hier ebenfalls (Bonn. zool. Beitr. 17, S. 274) besprochene 2. Auflage ist schon seit einiger Zeit vergriffen, so daß eine Neuauflage bereits dringend erwartet wurde. Sie liegt nunmehr in mancherlei Weise erweitert und verbessert vor: Die Zahl der Seiten ist um über 50 gestiegen, teils weil die Zitate von 384 auf 554 vermehrt und das Inhaltsverzeichnis ausführlicher gestaltet wurde, teils weil einige neue Abbildungen hinzugekommen sind, wie ein Evolutionsschema für den Säugerschädel und die Wirbeltierhypophysen sowie die Darstellung der Beziehungen zwischen Hypophyse und Hypothalamus. Im laufenden Text fällt vor allem die vierseitige, große Tabelle der Extremitätenmuskeln als neu ins Auge, ferner finden sich bei der Besprechung des Schädels und der Hypophyse Erweiterungen. Manche der alten Abbildungen, wie der Amphibienstammbaum oder das histologische Schemabild des lockeren Bindegewebes wurden verändert, Schädelbilder sind jetzt zum Teil koloriert und dadurch viel klarer und einprägsamer geworden. Frühere Abbildungen im Querformat wurden um 90° gedreht. Zweifellos hat das bewährte Lehrbuch durch diese Änderungen sehr gewonnen. Für die Zukunft möchte man nur wünschen, daß noch weitere Abbildungen umgezeichnet würden, deren Studium zur Zeit wie etwa der Medianschnitt durch Kopf und Hals eines Resusaffen (Abb. 215) noch anstrengt, weil die einzelnen Strukturen nur unklar gegeneinander abgegrenzt sind.

Der relativ hohe Anteil auch inhaltlicher Änderungen dokumentiert, daß die vergleichende Anatomie eine sich rege fortentwickelnde, lebendige Wissenschaft ist. Das Lehrbuch von Romer ist in der neuen Gestalt ein vervollkommneter, zuverlässiger und äußerst anregender Führer in dies Gebiet. J. Niethammer

Schenkel, R. (1971): Mission Nashorn. Auf der Fährte des seltensten Säugetiers der Welt. Mit 219 S., 22 Fototafeln (zum Teil farbig) und etwa 10 Zeichnungen. Hallwag Verlag Bern und Stuttgart.

Das Javanashorn, *Rhinoceros sondaicus*, gehört heute zu den seltensten und aufs höchste bedrohten Großsäugern. Sein derzeit einziges Vorkommen liegt im Udjung Kulon, einem Reservat an der Westspitze Javas. Im Auftrage des World Wildlife Fund suchte das Ehepaar Schenkel in den Jahren 1967—69 seine Bestandsentwicklung zu eruieren und Vorschläge für Maßnahmen zu seinem wirksameren Schutz zu erarbeiten. 1969 lebten danach im Gebiet noch 28 Javanashörner, von denen 7 jung waren. Die Aussichten, diesen Bestand zu erhalten, sind gut, sofern die bestehenden Schutzbestimmungen eingehalten werden und angesichts der rapide zunehmenden, menschlichen Bevölkerung das Reservat nicht preisgegeben wird. Allerdings muß das Gebiet von gut ausgebildeten, ausgerüsteten und bezahlten Wildhütern ständig kontrolliert werden, eine Forderung, die ohne Auslandshilfe nicht erfüllbar ist.

Das Buch schildert sehr lebendig die praktische Arbeit im Reservat, seine Fauna und Flora, sowie die vielfältigen Schwierigkeiten, die es beim Nashornschutz zu überwinden gilt. Es ist ein spannender Bericht ohne Übertreibung oder Sentimentalität, der zugleich die Probleme des Tierschutzes und Möglichkeiten zu ihrer Überwindung wirklichkeitsnah darstellt. J. Niethammer

Müller, A. H. (1966, 1968, 1970): Lehrbuch der Paläozoologie, Band III, Vertebraten.

Teil 1: Fische im weiteren Sinne und Amphibien. 638 S. und 698 Abb.

Teil 2: Reptilien und Vögel. 637 S. und 728 Abb.

Teil 3: Mammalia. 657 S. und 728 Abb.

VEB Gustav Fischer, Jena.

Das für die Kräfte eines einzelnen wahrhaft gigantische Lehrbuch findet mit diesen Bänden seinen Abschluß. Die Wirbeltiere werden in systematischer Folge abgehandelt, d. h. morphologisch und hinsichtlich ihrer zeitlichen und räumlichen Verbreitung charakterisiert, wobei auch ausschließlich rezent bekannte Gruppen wie die Cyclostomen oder die Kolibris nicht ausgelassen werden. Die reichen Illustrationen zeigen teils besonders gut erhaltene oder wichtige Originale, teils stellen sie Schlüsselmerkmale dar, gelegentlich auch den zeitlichen Wandel der Formenfülle oder die Verbreitung. Jedes der grob 10 Seiten langen Kapitel schließt mit durchschnittlich etwa einer Seite von Literaturangaben, so daß man sich relativ leicht die Unterlagen für eine genauere und abgewogenere Übersicht beschaffen kann, an der es verständlicherweise etwas fehlt: Die Bedeutung der mitgeteilten Details ist ungleichmäßig, so daß der unerfahrene Leser nach diesem Buch nur schwer entscheidende Kennzeichen der Taxa systematisch lernen kann. Bei einigen Vorkenntnissen wird man zwar vielfach angeregt, stößt sich aber an allzu häufigen Schreibfehlern, unzulässigen Verallgemeinerungen oder Fehlern. So findet man bei den Rodentia *Cleithrionomys* statt *Clethrionomys, Meriones tamarisinus* statt *M. tamariscinus, Trichus* statt *Trichys, Dyromys* statt *Dryomys, Anomalurus pelii* statt *A. peli.* Die Angabe „Schwanz lang" gilt nicht so allgemein für die Sciuroidea, ebenso nicht, daß der Winkelfortsatz des Unterkiefers der Gliroidea perforiert sei (Ausnahme: *Glis*) oder daß die oberen Incisiven bei den Gerbilliden gefurcht seien (nicht so bei *Psammomys*) oder daß *Citellus citellus* als einzige Zieselart die Steppen Südosteuropas rezent erreicht (außerdem: *C. suslicus*). Als Stachelmäuse sollte man weiterhin *Acomys* und nicht die Platacanthomyinae bezeichnen, die Ventralansicht des Schädels dagegen nicht als Gaumen, wie das in den Abbildungen regelmäßig geschieht. Daß die *Ellobius*-Arten heute Steppenbewohner in Nordafrika und Palästina seien, ist falsch.

Nachteilig ist auch die ungleichmäßige und oft unzureichende Beschriftung der Abbildungen, bei denen man meist die aus der Vorlage übernommenen Abkürzungen nicht erklärt findet. Da wünschenswerte Kommentare fehlen, ist die Darstellung von Schädeln derselben Art als Foto und als Zeichnung (z. B. *Rattus rattus*) unökonomisch.

Trotz dieser durch die Stoffülle bedingten Mängel ist das Werk wertvoll und eine gute Orientierungshilfe, weil eine ähnliche ausführliche Gesamtübersicht bisher nicht existiert. Druck, Papier und Wiedergabe der Abbildungen sind gut bis ausgezeichnet. J. Niethammer

Thenius, E. (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie. Mit 345 S. und 115 Abb. VEB G. Fischer, Jena.

Äußerst konzentriert und anschaulich vermittelt das Buch einen Überblick über den derzeitigen Kenntnisstand von der Stammes- und Verbreitungsgeschichte der

Säugetiere. Erstmals sind dabei wohl paläontologisches. rezentzoologisches und biogeographisches Wissen in gleicher Weise berücksichtigt und vereint.

Recht neu ist die Diskussion um den Umfang der bisherigen Ordnung der Insectivora, die wahrscheinlich aufgelöst werden muß. Eine wichtige Grundlage ist die Schilderung der wechselnden Verteilung von Land und Meer in der Vergangenheit.

Der spezielle Teil behandelt zunächst die Säugetierfaunengeschichte der verschiedenen, biogeographischen Regionen, sodann in systematischer Folge die Verbreitungsgeschichte der Säugetiertaxa. Die Abbildungen zur Phylogenie sind meist — zum Teil verändert — früheren Werken des Autors zur Stammesgeschichte entnommen, z. B. Thenius und Hofer 1960. Hingegen sind die Schemata und Karten zur Verbreitungsgeschichte ganz neu. Tabellen zur Parallelisierung von Tertiär und Quartär in Europa und Nordamerika, der zeitlichen Verbreitung der Säugetierordnungen, der mesozoischen Säugerfundstellen und der räumlichen Verbreitung der einzelnen Säugerfamilien in Gegenwart und Vergangenheit sind sehr nützlich, ebenso das vierzehnseitige Schriftenverzeichnis. Insgesamt ist hier eine sehr inhaltsreiche, knappe Übersicht entstanden, die die bislang zwischen Paläontologie, Systematik und Biogeographie der Säugetiere klaffende Lücke vortrefflich schließt.

J. Niethammer

Remane, A., V. Storch und U. Welsch (1972): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Mit 459 S. und 280 Abb. G. Fischer, Stuttgart.

Das neue Lehrbuch versucht, eine stark konzentrierte Gesamtübersicht über die Zoologie zu geben. Vergleicht man mit der von A. Kühn begründeten „Allgemeinen Zoologie", so fallen besonders folgende Unterschiede auf: Das „Kurze Lehrbuch" ist wegen des größeren Formats etwas umfangreicher und nach morphologischen Gesichtspunkten gegliedert. Nach Zellen und Geweben werden die Organsysteme der Reihe nach besprochen und dabei physiologische Grundlagen mitbehandelt und andere Teilgebiete der Zoologie an passend erscheinender Stelle eingefügt, wie die Ethologie im Anschluß an die Nervensysteme. Über die Zweckmäßigkeit dieser etwas eigenwilligen und ungewohnten Anordnung mag man streiten. Der Schwerpunkt ist zu Morphologie, Systematik, Ökologie und Stammesgeschichte hin verschoben, Physiologie und Genetik treten etwas weniger hervor als im „Kühn". Namentlich die souveräne Darstellung stammesgeschichtlicher Beziehungen dürfte ein großer Vorzug des neuen Lehrbuchs sein. Aber auch in den übrigen Kapiteln entspricht es dem derzeitigen Wissensstand, dessen Wiedergabe gewiß nicht einfach ist. Die Abbildungen sind durchweg neu gezeichnet und entstammen überwiegend modernen, spezielleren Lehrbüchern. Dem verfügbaren Raum entsprechend gewinnt man einen vortrefflichen Überblick und zugleich eine akzeptable Alternative oder auch Ergänzung zu dem bereits bewährten Kühnschen Grundriß.

J. Niethammer

Remane, A., V. Storch und U. Welsch (1972): Programmierte Studienhilfen Zoologie. Zu A. Remane, V. Storch, U. Welsch: Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Mit 119 S. G. Fischer, Stuttgart.

Der Inhalt des Lehrbuches ist hier in 1001 Fragen und Antworten zerlegt, wobei die Antworten zum Teil auch in Hinweisen auf entsprechende Abbildungen im Lehrbuch bestehen. Bisweilen erscheinen die Antworten unvollständig wie bei

Frage 255: Wie werden Territorien von Wirbeltieren gekennzeichnet und erhalten? Antwort: Durch Markierung mit Duftstoffen, oft mit Harn oder Kot. Sicherung durch Kontrollgänge.

Tatsächlich gilt diese Antwort nur für einen Teil der Säugetiere. Gelegentlich ist auch die Formulierung mißglückt wie bei

Frage 210: Wodurch wird die Fortpflanzung getrennter Arten verhindert? Gemeint ist offenbar die Fortpflanzung zwischen Angehörigen verschiedener Arten.

Im großen ganzen sind Fragen und Antworten aber recht treffend formuliert und dürften als Lernhilfe sehr nützlich sein, vor allem dann, wenn sie zu selbständigem Ausarbeiten von Unterrichtsstoff in Fragen und Antworten anregen. Warum diese Lernhilfe als „programmiert" bezeichnet wird, ist allerdings nicht ganz einzusehen.

J. Niethammer

Manuskript-Richtlinien

A. Abfassen des Textes:

1. Manuskripte sind in der Regel in deutscher oder englischer Sprache so knapp wie möglich abzufassen und nach Inhalt und Form fertig für den Satz vorzulegen.
2. Die Fragestellung ist eingangs klar zu umreißen.
3. Einschlägige Literatur ist umfassend zu berücksichtigen.
4. Die Überschrift soll kurz sein, aber das Wesentliche der Arbeit zum Ausdruck bringen. Werden nur wenige Arten oder Gruppen behandelt, sind die wissenschaftlichen Namen in der Überschrift aufzuführen.
5. Auf bekannte Methodik ist lediglich zu verweisen. Neue Methodik ist so genau zu beschreiben, daß auch andere sie anwenden und beurteilen können.
6. Von Protokollen können grundsätzlich nur einzelne als Beispiel angeführt werden.
7. Alle Aussagen sind zu belegen (z. B. durch Angabe der Zahl der Beobachtungen, Versuche) und nach Möglichkeit statistisch auf ihre Sicherheit zu prüfen.
8. In Abbildungen oder Tabellen dargestelltes Material wird im Text nicht mehr im einzelnen aufgeführt, sondern nur erörtert.
9. Manuskripte werden mit Schreibmaschine auf DIN A 4-Bogen einseitig in 2zeiligem Abstand mit mindestens 4 cm breitem Rand gut lesbar geschrieben. Handschriftliche Korrekturen müssen ebenfalls gut lesbar sein. Auch Petit zu druckende Absätze sind weitzeilig zu schreiben.
10. Längere Arbeiten erhalten ein Inhaltsverzeichnis, ebenfalls weitzeilig geschrieben.
11. Jede Originalarbeit schließt mit einer kurzen Zusammenfassung in Deutsch und Englisch, die die wichtigsten eigenen Ergebnisse nennt. Kurze in Deutsch abgefaßte Originalarbeiten erhalten nur eine englische Zusammenfassung und umgekehrt. Der Titel deutscher Arbeiten wird dem Summary in Englisch vorangestellt und umgekehrt.
12. Abkürzungen sind nur zulässig, soweit sie normiert oder im Text erläutert sind.
13. Deutsche Tiernamen werden neueren Handbüchern (bei Vögeln z. B. Peterson et al. „Die Vögel Europas" oder Niethammer et al. 1964 „Die Vögel Deutschlands, Artenliste") entnommen. Bei der ersten Nennung einer Art ist der wissenschaftliche Name aufzuführen oder anzufügen. Werden viele Arten behandelt, ist eine Artenliste als Appendix anzuhängen.
14. Auszeichnungen für den Satz nimmt i. a. die Redaktion vor: Gesperrt zu druckende Worte sind jedoch unterbrochen, wissenschaftliche Namen (Gattung, Art, Unterart) geschlängelt zu unterstreichen, und Petit zu druckende Absätze sind vorzuschlagen (alles mit weichem Bleistift). Für Männchen und Weibchen werden die Zeichen ♂, ♀ (auch in der Mehrzahl nicht verdoppelt) verwendet.
15. Literaturverzeichnis: Die zitierten Arbeiten werden weitzeilig geschrieben in alphabetischer Folge, von demselben Autor in chronologischer Folge und von demselben Autor in demselben Erscheinungsjahr mit Kleinbuchstaben (a, b usw.) hinter der Jahreszahl gekennzeichnet aufgeführt. Das Zitat enthält jeweils: Autorenname(n), abgekürzte(n) Vornamen, Jahreszahl des Erscheinungsjahres der Arbeit, vollständigen Titel der Arbeit, abgekürzten Zeitschriftentitel (siehe die in Heft 2 der Orn. Schriftenschau angegebenen Abkürzungen bzw. die Vorschriften der „Internationalen Regeln für die Kürzung der Zeitschriftentitel", DIN 1502, Beiblatt 1, im Buchhandel erhältlich), Band, erste und letzte Seitenzahl der Arbeit und bei Büchern Verlag und Erscheinungsort und die Seitenzahlen von Beiträgen einzelner Autoren, z. B.: Farner, D. S., L. R. Mewaldt & S. D. Irving (1953): The roles of darkness and light in the activation of avian gonads. Science 118: 351—352. — Gwinner, E. (1971): Orientierung. In: Schüz, E.: Grundriß der Vogelzugskunde, 299—348. Parey, Berlin & Hamburg.
16. Am Schluß der Arbeit (nach dem Literaturverzeichnis) steht die Anschrift des (der) Verfasser(s).

B. Abbildungen:

Abbildungsvorlagen sind klischierfertig entweder auf weißem oder transparentem Papier guter Qualität als Schwarzweiß-Zeichnungen für Strichätzungen oder als kontrastreiche, genau rechtwinklig ausgerichtete Fotos auf Hochglanzpapier einzusenden. Sie sollen möglichst nicht größer als DIN A 4, jedoch mindestens 1/4 größer als die Abbildung im Druck sein. Von noch größeren zeichnerischen Vorlagen sind verkleinernde Fotos erwünscht. Striche sind mit Tusche oder selbstklebenden Bändern anzufertigen, Beschriftungen tadellos mit Schablonen oder selbstklebenden genormten Buchstaben und Zahlen durchzuführen. Sie müssen bei Verkleinerung der Abbildung gut sichtbar bzw. lesbar bleiben. Striche müssen im Druck eine Mindestdicke von 0,15 mm, Zahlen und Buchstaben eine Mindesthöhe von 0,8—1,5 mm haben (Verkleinerungsmaßstab beachten!). Verschiedene Strichstärken und Beschriftungen innerhalb einer Abbildung sind harmonisch aufeinander abzustimmen. Maßstäbe sind durch eingezeichnete Skalen anzugeben. Halbtonwerte in Strichzeichnungen sind zu vermeiden. Auf der Rückseite der Abbildungen sind Name und Adresse des Autors, Titel der Arbeit, Nummer der Abbildung und die gewünschte Verkleinerung anzugeben. Abbildungslegenden und Bildunterschriften werden auf ein gesondertes Blatt geschrieben.

C. Tabellen:

Tabellen sind knapp zu bemessen und durchnumeriert mit den darüberstehenden Legenden auf gesonderten Blättern beizufügen. Eine Darstellung desselben Materials in Abbildung und Tabelle ist unzulässig. Tabellen sind dann erwünscht, wenn in ihnen umfangreiches Material raumsparend dargestellt werden kann.

D. Allgemeine Hinweise:

1. Korrekturen: Die Verfasser erhalten Korrekturfahnen sowie gegebenenfalls den Umbruch ihrer Arbeit. Beides ist sehr sorgfältig, selbstverantwortlich und so rasch wie möglich auf Fehler durchzusehen, zu korrigieren (Korrekturvorschriften im Duden) und in einem Exemplar der Schriftleitung zurückzusenden. Die Stellen, an denen die Abbildungen im Text eingefügt werden sollen, sind am Rande mit der Abbildungsnummer zu markieren (oder die numerierten Klischeeabzüge sind an die betreffenden Stellen anzuheften).
2. Die Redaktion behält sich vor, eingesandte Manuskripte Fachleuten zur Beurteilung vorzulegen.
3. Literatur für weitere Informationen: V. Goerttler (1965): Vom literarischen Handwerk der Wissenschaft. Parey, Berlin & Hamburg. — Dachverband Deutscher Avifaunisten: Empfehlungen für die Arbeit von Feldornithologen und Avifaunisten (in Vorbereitung).
4. Diese Richtlinien gelten ebenfalls für Journal für Ornithologie, Vogelwarte, Vogelwelt.

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

**ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN**

SMITHSONIAN
SEP 28 1972
LIBRARIES

SCHRIFTLEITUNG:

PROF. DR. GÜNTHER NIETHAMMER

HEFT 2 · 23. JAHRGANG · 1972

BONN 1972

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
Heft 2 23/1972

Ausgegeben im Juli 1972

Die Zeitschrift „**Bonner Zoologische Beiträge**" ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 9,— DM je Heft bzw. 36,— DM je Jahrgang (zuzügl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen **bei Vorausbestellung** für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 1,35 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,85 DM; bis 30 S. 2,25 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 0,90 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,15 DM; bis 30 S. 1,45 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,75 DM je Exempl.; bis 20 S. 0,90 DM; bis 30 S. 1,10 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 23, Heft 2, 1972

Seite

Prof. Dr. A. von Jordans 80 Jahre 77
ENGELS, H.: Kleinsäuger aus Portugal 79
WOLTERS, H. E.: Aus der ornithologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig. II. 87
MARTENS, J.: Brutverbreitung paläarktischer Vögel im Nepal-Himalaya 95
VERBEEK, B.: Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen 122
LÜLING, K. H.: *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Poeciliinae) und seine Begleitfische in der Provinz Buenos Aires, Argentinien 152
KUNKEL, H.: Die Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera) 161
Buchbesprechungen 179

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 2 **Jahrgang 23** **1972**

Prof. Dr. Adolf von Jordans

80 Jahre

Am 29. April 1972 vollendete Professor Dr. Adolf von Jordans auf Burg Morenhoven sein 80. Lebensjahr. Er war der engste Mitarbeiter von Alexander Koenig und dessen unmittelbarer Nachfolger als Direktor unseres Institutes bis zum Jahre 1957. Er gehört zu den Begründern der „Bonner zoologischen Beiträge“ und blieb ihnen bis zu seiner Pensionierung als Mitherausgeber verbunden. Alle Freunde und Kollegen bringen ihm ihre herzlichsten Wünsche zum Geburtstag dar.

Adolf von Jordans lernte Alexander Koenig schon vor 60 Jahren kennen, als er in Bonn studierte und dann — 1914 — mit einer Arbeit über die Vögel Mallorcas promovierte. Er hatte das Glück, in Koenig nicht nur einen Gleichgesinnten zu finden, dessen glühendes Interesse ebenfalls der mediterranen Vogelwelt galt, sondern auch einen Mäzen, der ihn in seinem Eifer als Ornithologe vielseitig fördern konnte. Und Alexander Koenig durfte sich ebenso glücklich preisen, in dem jungen Dr. von Jordans einen verständnisvollen Helfer beim Aufbau seines Museums gewonnen zu haben, der sich unermüdlich und wirkungsvoll für die Bereicherung der Sammlungen einsetzte. Adolf von Jordans genoß wie kein anderer das Vertrauen Koenigs bis zu dessen Tode, mehr noch, Koenig vergalt ihm seine Treue mit aufrichtiger Freundschaft. Sie war mitbegründet im gemeinsamen Streben um die Sicherung des Museums, an der Adolf von Jordans gewichtigen Anteil hatte: als

Bevollmächtigter Koenigs führte er mit großem Geschick die Verhandlungen mit dem Deutschen Reich und brachte es trotz außerordentlicher Schwierigkeiten zuwege, daß Alexander Koenigs Privatsammlung in dem Monumentalbau an der Koblenzer Straße im Jahre 1929 in das Eigentum und die Obhut des Deutschen Reiches überging. Wenn sich heute die private Vogelsammlung Koenigs, die zunächst nur von A. von Jordans, später auch noch von F. Neubaur betreut wurde, zu einem zoologischen Forschungsinstitut mit 14 Wissenschaftlern entwickelt hat, so ist dies nicht zuletzt das Verdienst unseres verehrten Jubilars, der sich durch sein freundliches und immer hilfsbereites Wesen der Zuneigung aller seiner Mitarbeiter und Helfer stets gewiß sein durfte. Noch immer gilt sein reges Interesse dem Museum Alexander Koenig, kennt er doch wie kein anderer die Vögel und Säugetiere, die den Inhalt unserer Schausammlung ausmachen und in ihrer Mannigfaltigkeit und prachtvollen Darstellung das Institut in der Öffentlichkeit repräsentieren. Er hat auch die Entwicklung der heute reich besetzten entomologischen Abteilung unseres Museums eingeleitet, als er die Gelegenheit ausfindig machte und nutzte, die ostpaläarktische Schmetterlingssammlung von Hermann Höne zu erwerben, die noch heute das Prunk- und Kernstück dieser Abteilung ist.

Adolf von Jordans hat kritische Zeiten glücklich überstanden, angefangen von Bedrohungen im Dritten Reich und der Zerbombung seiner Wohnung am 4. 2. 1945, als er selbst mit seiner Familie im Keller saß und das Haus über ihm zusammenstürzte, bis hin zu schweren Erkrankungen, die manch einen hätten verzweifeln lassen. Er hat solche Fährnisse nicht nur in aufrechter und zuversichtlicher Haltung gemeistert, sondern sich auch bis heute eine bewundernswerte jugendliche Spannkraft bewahrt, die ihm feldornithologische Beobachtungen, die fleißige Ausübung der Jagd und Reisen in die geliebten mediterranen Gefilde in bunter Abwechslung erlaubt. So möge ihm noch oftmals die Sonne Capris lächeln, die ihn jedes Frühjahr gen Süden lockt und gewiß oft die Erinnerung an die begeisterten Schilderungen weckt, mit denen schon vor 86 Jahren Alexander Koenig die reizvolle Vogelwelt und einzigartige Schönheit dieser Insel gepriesen hat.

Günther Niethammer

Kleinsäuger aus Portugal

Von

HORST ENGELS, St. Augustin

Einleitung

Während einer Reise nach Portugal im Sommer 1971 besuchte ich die Provinzen Alentejo im Süden des Landes und Beira nördlich von Lissabon. Sie unterscheiden sich landschaftlich vor allem durch ihre verschiedenen Höhenlagen: In Alentejo herrschen Tiefland und Hügellandschaft vor, in Beira finden sich Gebirgszüge mit Höhen bis zu 2000 m (Serra da Estrela). So ist es auch nicht verwunderlich, daß sich die Kleinsäugerfaunen in diesen Provinzen teilweise erheblich unterscheiden.

Die vorliegende Arbeit dient der Auswertung des bei der Reise gesammelten Kleinsäugermaterials, die deshalb lohnend erschien, weil aus Portugal erst wenige verläßliche Fundangaben von Kleinsäugern publiziert wurden und weil in größerem Umfang Belege für die sehr seltene Wühlmaus *Microtus cabrerae* darin enthalten sind.

Ich möchte mich an dieser Stelle bei Herrn Professor Dr. Jochen Niethammer herzlich bedanken, der mir durch seine steten Hinweise und Ratschläge beim Zustandekommen dieser Arbeit sehr geholfen hat.

I. Material

a) Fallenfänge:

Sines (Alentejo), 20. 8.—27. 8. 264 Klappfallen auf feuchten Wiesen und an Brombeerhecken:

3 *Crocidura russula* — 2 *Rattus rattus* — 2 *Apodemus sylvaticus* — 17 *Mus musculus spretus* — 1 *Microtus cabrerae.*

Die 2 in Sines gefangenen *Rattus rattus* zeichneten sich durch ein dorsal dunkelbraun, ventral gelblich gefärbtes Fell aus.

Pampilhosa da Serra (Beira), 6. 9.—26. 9. 374 Klappfallen auf Wiesen und an Brombeerhecken:

5 *Crocidura russula* — 1 *Rattus norvegicus* — 1 *Rattus rattus* — 1 *Apodemus sylvaticus* — 9 *Mus musculus spretus* — 1 *Microtus agrestis.*

Der *Rattus rattus* besaß ein überwiegend schwarz gefärbtes Fell, mit einzelnen silbriggrau glänzenden Haaren auf der Dorsal- und Ventralseite.

Sabugueiro (Serra da Estrela), 28.—29. 9.:

1 *Galemys pyrenaicus* — 2 *Apodemus sylvaticus.*

b) Gewölle:

Porto Covo (150 km südl. von Lissabon). Etwa 1 km von Porto Covo entfernt fand ich in einem verfallenen Kastell, etwa 50 m vom Meer entfernt, teils frische, teils von Tapetenmotten zerfressene Gewölle der Schleiereule *(Tyto alba)*, die mir folgende Kleinsäugerschädel lieferten:

	n	%
Talpa caeca	1	0,37
Crocidura russula	69	25,30
Suncus etruscus	1	0,37
Myotis myotis	1	0,37
Rattus rattus	3	1,10
Apodemus sylvaticus	8	2,95
Mus musculus	94	34,60
Microtus cabrerae	29	10,70
Pitymys duodecimcostatus	63	23,20
Arvicola sapidus	3	1,10
	272	100,00

Der hohe Anteil an *Pitymys* ist dadurch erklärlich, daß sich in weitem Umkreis des Kastells nur Felder und vereinzelt Wiesenstreifen befanden.

Alcácer (100 km südl. von Lissabon):

Die Gewölle, die ebenfalls von der Schleiereule stammen, fand ich in einem zerfallenen Turmgestühl des Kastells von Alcácer. Frische Gewölle lagen hier nicht vor.

Anteil an Kleinsäugern:	n	%
Talpa caeca	1	0,61
Crocidura russula	31	18,80
Suncus etruscus	2	1,21
Rattus rattus	2	1,21
Apodemus sylvaticus	17	10,30
Mus musculus	105	63,60
Microtus cabrerae	4	2,42
Pitymys duodecimcostatus	3	1,82
	165	100,00

Außer Kleinsäugern waren in den Gewöllen auch Singvogelschädel und Reste von *Scarabaeus sacer* (Pillendreher) enthalten.

Der hohe Anteil an *Mus musculus* ergibt sich vielleicht aus der Tatsache, daß sich das Jagdrevier der Eule in der Nähe menschlicher Siedlungen befunden hatte.

Tabelle 1: Schädelmaße von 27 *Microtus cabrerae*

Cbl = Condylobasallänge; Zyg = Zygomatische Breite; Diast = Diastemalänge; Iorb = Interorbitalbreite; For. inc. = Foramina incisiva; Br/L = Breite/Länge; OZR = Obere Zahnreihe (basal gemessen); Mast. = Mastoidbreite; ZPl = Breite der zygomatischen Platten; Icr = Abstand der Interorbitalhöcker (alle Maße in mm; fehlende Maße wurden durch einen Strich gekennzeichnet). P. C. = Porto Covo; Alc. = Alcácer; N = Anzahl der Messungen; x̄ = Arithmetisches Mittel.

Nr.	Ort	Cbl	Zyg	Diast	Iorb	For. inc. Br/L	Nasale Br/L	OZR	Mast.	ZPl	Icr
6	P. C.	29,2	16,3	8,40	—	5,00/1,70	9,70/3,55	7,60	12,70	5,0	—
51	Alc.	28,8	16,7	8,60	3,60	5,35/1,70	—/3,60	7,55	12,60	5,0	1,50
52	Alc.	—	16,5	8,85	3,35	5,75/1,45	—/3,70	7,10	—	5,5	1,50
53	Alc.	—	17,6	9,00	3,35	6,00/1,70	—/3,70	7,40	—	5,1	1,50
65	P. C.	29,5	18,0	8,75	3,40	5,70/2,20	10,75/4,00	7,45	12,80	5,4	1,00
67	P. C.	29,5	17,0	9,25	3,35	6,15/1,75	—/3,60	7,45	13,40	4,9	1,10
68	P. C.	—	—	9,00	3,55	6,20/1,80	—/3,70	7,40	—	5,5	1,50
69	P. C.	31,0	19,2	9,25	3,40	6,00/1,40	9,75/3,70	7,85	13,60	5,8	1,45
70	P. C.	27,2	16,2	8,40	3,65	5,70/1,50	9,30/3,25	7,20	—	5,0	2,50
71	P. C.	28,9	—	8,75	3,35	5,55/1,85	—/3,50	7,10	13,20	5,0	1,30
72	P. C.	—	—	8,60	3,50	5,85/1,75	9,00/3,40	7,05	—	5,5	1,10
73	P. C.	—	—	8,80	—	5,70/1,99	—	7,45	—	4,8	—
74	P. C.	—	—	8,50	3,50	5,45/1,80	—/3,50	7,10	—	4,6	1,75
83	P. C.	—	15,5	8,20	3,10	5,00/1,40	—/3,10	7,00	—	5,0	1,40
85	P. C.	—	—	9,05	—	6,15/—	—	7,45	—	4,9	—
87	P. C.	—	17,4	8,80	3,40	5,60/2,00	9,45/3,70	7,40	—	4,9	1,40
94	P. C.	—	—	8,00	3,55	5,30/1,80	—/3,20	7,00	—	5,0	1,40
95	P. C.	—	15,6	8,00	3,40	5,10/1,75	—/3,30	6,90	—	4,3	2,00
104	P. C.	29,8	17,9	9,15	3,65	5,90/1,80	—/3,65	7,45	13,60	5,0	1,50
105	P. C.	—	—	9,40	3,50	5,75/1,90	—/3,85	6,95	—	5,0	1,60
106	P. C.	—	—	7,55	3,55	5,00/1,80	—/3,20	7,00	—	4,6	2,00
108	P. C.	—	16,0	7,90	3,50	5,10/1,70	—/3,30	7,00	—	4,3	2,00
109	P. C.	29,8	18,3	9,20	3,50	6,00/1,60	—/4,00	8,00	13,00	5,3	0,60
110	P. C.	—	17,2	8,40	3,20	5,20/1,80	9,10/3,55	7,20	—	5,5	1,00
115	P. C.	—	17,2	8,65	—	5,50/1,70	—	7,70	—	4,7	—
116	P. C.	—	—	8,00	3,65	5,40/1,70	—/3,45	6,95	—	5,0	1,90
117	P. C.	—	17,0	8,50	3,55	5,90/1,70	—/3,70	7,20	—	5,0	1,20
N		9	18	28	23	28/27	7/24	33	8	32	23
x̄		29,3	17,1	8,6	3,46	5,59/1,74	9,58/3,55	7,29	13,09	4,96	1,49

Ich fand keinen einzigen Nachweis für *Sorex araneus* und *Microtus agrestis*, die schon in Gewöllen nördlich von Lissabon nur mit einem Anteil von 1 % *(Sorex araneus)* bzw. 0 % *(Microtus agrestis)* vertreten sind. Auch *Crocidura suaveolens* war nicht in den Gewöllen vertreten; es scheint, daß sie nicht weiter südlich als bis etwa in die Nähe Lissabons vorgedrungen ist, wo sie in Gewöllen bei Epinera und Rio Maior gefunden wurde (Niethammer 1967).

II. Zu einzelnen Arten

a) *Galemys pyrenaicus*

Den Pyrenäendesman entdeckte ich mittags zwischen 12.00 Uhr und 13.00 Uhr an einem kleinen Bach bei Sabugueiro (Serra da Estrela). Er tauchte dort an der Uferböschung entlang, bei strahlendem Sonnenschein und während einer für diese Art ganz außergewöhnlichen Zeit.

Das Tier zeigte keine äußeren Spuren von Verletzungen oder Krankheiten. Das Gebiß ließ auf ein mittleres Alter schließen. Leider starb das Tier schon in der darauffolgenden Nacht.

Körpermaße: Kopf-Rumpflänge = 110 mm; Schwanzlänge = 160 mm, Hinterfußlänge = 36 mm, Gewicht = 70 g, sex ♀, Humerus = 15 mm, Femur = 13,5 mm, Condylobasall. = 34,5 mm, Coronoidhöhe = 11 mm, Mastoid-

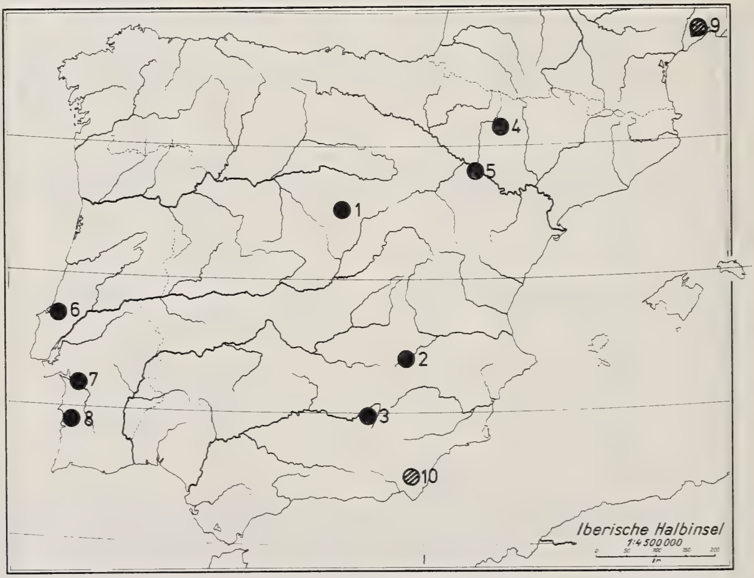


Abb. 1. Die Fundorte von *Microtus cabrerae*; a) rezent: 1 = Rascafria, 2 = Molinicos/Albacete, 3 = Sª de Cazorla, 4 = Abena (Huesca), 5 = Sª Nobla und Ruesta (Saragossa), 6 = Rio Maior (Caldas da Rainha), 7 = Alcácer, 8 = Porto Covo (Santiago do Cacém); b) subfossil: 9 = Montpellier, 10 = Provinz Almeria.

breite = 16,9 mm, Unterkieferlänge = 23,5 mm, Breite der Jochbögen = 17,3 mm, Interorbitalbreite = 6,2 mm, Länge des Palatinums (von der vorderen I^1-Alveole bis zu den Choanen) = 18,2 mm, Foramen magnum: Höhe = 6,8 mm, Breite = 5,15 mm; Schädelkapselhöhe = 12,9 mm, maxillare Breite (an den Kronenrändern) = 10,8 mm.

b) *Microtus cabrerae*

Das einzige von mir mit einer Klappfalle erbeutete Exemplar fing sich auf einer feuchten Wiese zwischen einem kleinen Pinienwald und einem Maisfeld. Die Wiese, mit Binsen *(Juncus acutus)* und *Cyperus* spec. bewachsen, war etwa 50 m vom Meer entfernt gelegen.

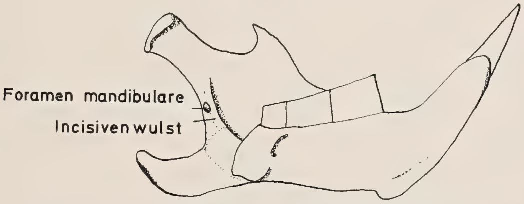


Abb. 2. Linke Mandibel von *Microtus cabrerae.*

Körpermaße: Kopf-Rumpflänge = 115 mm, Schwanzlänge = 40 mm, Hinterfußlänge = 20,5 mm, Ohr = 13 mm, Gewicht = 44 g, sex ♀; die Körpermaße entsprechen denen der *M. c. dentatus*-Serie aus der S^a de Cazorla (Niethammer et al. 1964, 8 Exemplare). Alle übrigen Exemplare fand ich in Gewöllen.

Verbreitung: Die bisherigen und neu hinzugekommenen Fundorte von *M. cabrerae* sind in Abb. 1 zusammengefaßt. Das Verbreitungsgebiet besteht nicht aus einem geschlossenen Areal, sondern splittert sich in reliktartige Vorkommen auf, die auf die südlichere Iberische Halbinsel und ein subfossiles Vorkommen bei Montpellier in Südfrankreich beschränkt sind. Feldmaus und Cabreramaus schließen einander in Spanien nahezu völlig aus, da die Feldmaus *(Microtus arvalis asturianus)* nur die nördliche Hälfte der Halbinsel besiedelt.

Kennzeichen: Kennzeichnend für die Fellstruktur sind die langen Leithaare, die distal eine schwarze Spitze von etwa 0,5 mm Länge und eine subterminale, etwa 2—3 mm lange gelbe Zone besitzen sowie die schwarzen Grannenhaare.

Beide verleihen dem Fell auf der Dorsalseite ein grobes, düsteres Aussehen, das dem sehr dunkler Erdmäuse ähnelt. Die Ventralseite ist gelblich überflogen.

Kennzeichnend für den Schädel ist seine Größe, der häufig komplexe M_3, den man bei europäischen *Microtus*-Arten sonst nicht vorfindet, und der sehr schmale Incisivenwulst am Unterkiefer, der sich bis zum Verzweigungspunkt von Proc. angularis und Proc. articularis fortsetzt. Das Foramen mandibulare liegt kaudal auf dem Wulst und liefert somit ein weiteres gutes Unterscheidungsmerkmal von dem ähnlichen *M. arvalis asturianus*.

Tabelle 2: Maße der Mandibeln von 18 *Microtus cabrerae*

Nr.	Ort	Länge	M_1	Nr.	Ort	Länge	M_1
6	P. C.	19,00	3,32	101	P. C.	18,30	3,20
57	Alc.	18,30	3,20	104	P. C.	19,00	3,20
59	Alc.	18,50	3,30	107	P. C.	19,10	—
60	Alc.	18,10	3,20	111	P. C.	19,00	3,45
61	Alc.	18,80	3,32	108	P. C.	17,00	3,13
65	P. C.	19,60	3,50	112	Alc.	20,40	3,88
67	P. C.	19,00	3,24	118	P. C.	19,00	3,45
70	P. C.	18,00	3,00	103	P. C.	16,50	2,81
75	P. C.	20,20	3,75	120	P. C.	19,75	3,50
78	P. C.	17,70	3,11	121	P. C.	16,50	3,43
88	P. C.	18,40	3,50	122	P. C.	17,50	3,32
89	P. C.	20,00	3,45	124	P. C.	18,40	3,15
90	P. C.	18,20	3,45	125	P. C.	—	3,02
92	P. C.	18,00	3,13	126	P. C.	19,00	—
97	P. C.	19,00	3,45	128	P. C.	17,30	3,02
98	P. C.	20,20	3,40	129	P. C.	16,80	3,15
99	P. C.	18,45	3,18	130	P. C.	—	3,15
100	P. C.	18,70	—		$\bar{x}$	18,50	3,28

Länge = Abstand von der lingualen I-Alveole bis zum kaudalsten Punkt des Proc. articularis; M_1 = Länge des M_1 (an den Schmelzfaltenrändern gemessen; alle Maße in mm).

Von den gemessenen Mandibeln besaßen 18 einen komplexen M_3 (Abb. 3 a), 4 einen intermediären M_3 (Abb. 3 b) und 6 einen einfach gestalteten M_3

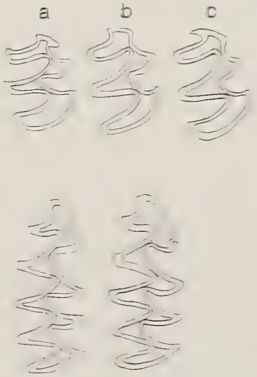


Abb. 3. Verschiedene Varianten der M_3- (obere Reihe) und M_1-Ausbildung (untere Reihe) bei *Microtus cabrerae*.

(Abb. 3 c). Bei einem Unterkiefer war das Merkmal asymmetrisch ausgebildet, linke Mandibel mit intermediärem M_3, rechte Mandibel mit komplexem M_3.

Die in Abb. 4 a—4 e gezeichneten M^3-Varianten sind auf ihre Häufigkeit hin untersucht worden (siehe Tab. 3); dabei stellte sich heraus, daß die Zuordnung zu der einen oder der anderen Variante nicht immer möglich war, weil manche Zähne die Merkmale mehrerer Varianten besaßen.

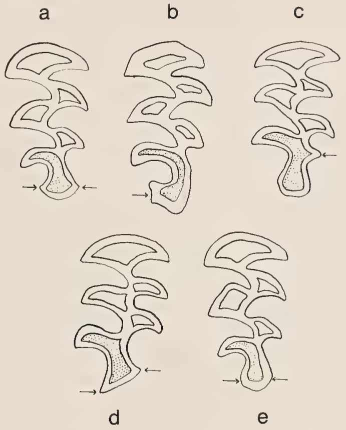


Abb. 4. Verschiedene Extreme der M^3-Ausbildung der Cabreramäuse aus Portugal (die Pfeile bezeichnen die Stellen, die bei der Beurteilung herangezogen wurden).

Tabelle 3: Varianten der M^3-Ausbildung bei *Microtus cabrerae*

	simplex M^3 (Abb. 4 a, e)	complex M^3 (Abb. 4 b)	zusätzl. Zacke (Abb. 4 c)	N
Linker M^3	8	11	7	19
Rechter M^3	8	11	8	

N = Anzahl der Gesichtsschädel

Die Variante 4 d trat nur ein einziges Mal gleichzeitig bei linkem und rechtem M^3 eines Gesichtsschädels auf; die Zacke 4 c trat 14mal zusammen mit der komplexen Form 4 b, einmal zusammen mit 4 e auf. Die Ausbildung der simplex-Form wie die der complex-Form erfolgte immer symmetrisch.

c) *Pitymys duodecimcostatus*

Bei der Gattung *Pitymys* war zu klären, ob es sich bei den Gewöllfunden um den im Süden Portugals (Algarve) vorkommenden *Pitymys duodecimcostatus* oder um den weiter nördlich anzutreffenden *Pitymys mariae (P. lusitanicus)* handelte.

Die Messungen entscheiden in beiden Fällen für *P. duodecimcostatus*.

Tabelle 4: Diastemalängen bei den *Pitymys duodecimcostatus* aus den Gewöllen von Porto Covo und Alcácer

Diast	< 7,0	7,0	7,1	7,2	7,3	7,4	7,5	7,6	7,7	7,8	7,9	8,0	8,1	> 8,2	N
P. C.	4	3	1	2	7	3	10	7	3	10	4	4	2	1	61
Alc.	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	3

N = Anzahl der Gesichtsschädel

Schwankungsbreite der Diastemalängen bei den Schädeln aus Porto Covo: 6,10—8,45 mm; $\bar{x}$ = 7,55 mm (alle Maße in mm)

Zusammenfassung

Im Sommer 1971 wurden in Südportugal durch 437 Gewöllschädel und 46 Fallenfänge Kleinsäuger in 12 Arten nachgewiesen. 1 Balg und Schädel und 32 Gewöllschädel von *Microtus cabrerae* wurden biometrisch ausgewertet. Die gesammelten *Pitymys* gehören zu *P. duodecimcostatus.*

Summary

In summer 1971 46 trapped specimens of small mammals and 437 skull fragments from barn owl pellets were collected in southern Portugal. Results: 12 species of small mammals were found, biometric measurements of 1 body and 33 skulls of *Microtus cabrerae* were taken. The collected *Pitymys* belong to the species *P. duodecimcostatus.*

Literatur

Brink, F. H. van den (1956): Die Säugetiere Europas. Hamburg.

Cabrera, A. (1914): Fauna ibérica, Mammiferos. Madrid.

Ellerman, J. R., and T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758—1946. London.

Heim de Balsac, H. (1939): Le Campagnol denté, rarissime relicte d'un phylum ibérique se retrouve à l'état subfossile en Languedoc. — Comptes Rend. Séances Acad. Sci. 209, p. 123—125.

König, C.: Wildlebende Säugetiere Europas. Stuttgart.

Niethammer, J. (1970): Über Kleinsäuger aus Portugal. — Bonn. zool. Beitr. 21, p. 89—118.

—, G. Niethammer und M. Abs (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabrerae* Thomas, 1906). — Bonn. zool. Beitr. 15, p. 127—148.

— und H. Winking (1971): Die spanische Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908). — Bonn. zool. Beitr. 22, p. 220—235.

Vericad, J. (1970): Nouvelles données sur une espèce relicte ibérique: *Microtus cabrerae* Thomas, 1906. — Mammalia, 34, 3.

Anschrift des Verfassers: Stud. rer. nat. Horst Engels, 5205 St. Augustin-Hangelar, Lilienthalstr. 8.

Aus der ornithologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig. II.[1])

Von

H. E. WOLTERS, Bonn

Durch Ankauf von Sammlungen, die Mr. M. O. E. Baddeley in Moçambique, Swasiland und anderen Teilen Südostafrikas anlegte, wurde die ornithologische Abteilung unseres Instituts um wertvolle Serien von Bälgen aus den genannten Gebieten bereichert. Sie geben Anlaß zu kritischen Bemerkungen zur Taxonomie von Vogelarten dieses Teiles der Äthiopischen Region.

Emberizidae

Während Hall und Moreau (1970) der Meinung sind, daß die afrikanischen Ammern der früher oft generisch gesonderten *Fringillaria*-Gruppe an die paläarktischen Zippammern *(Emberiza cia, E. godlewskii)* angeschlossen werden können — ob zu Recht, bleibe hier dahingestellt —, steht die zweite Gruppe äthiopischer Ammern, die Artengruppe um *Emberiza flaviventris,* so isoliert, daß es den genannten Autoren nicht gelingt, sie zu irgendeiner außeräthiopischen Gruppe in Beziehung zu setzen. Sie wurden aufgrund ihrer isolierten Stellung früher gelegentlich von den übrigen *Emberiza*-Arten getrennt und in eine besondere Gattung gestellt, für die der Name „*Polymitra*" Cabanis, 1850 gebraucht wurde. Ob eine solche generische Trennung berechtigt ist, kann erst eine gründliche Revision der vielgestaltigen Gattung *Emberiza* L., 1758 (Typ: *E. citrinella*) entscheiden, sicher aber ist eine Sonderung als besonderes Subgenus notwendig, das dann neben der Superspezies *E. flaviventris* + *E. poliopleura* die Arten *E. forbesi* und *E. cabanisi* enthält. Leider ist es nicht möglich, für diese Untergattung Cabanis' Name *Polymitra* (Museum Heineanum, Bd. 1, p. 129) zu gebrauchen, da dieser nichts als eine Neubenennung von *Fringillaria* Swainson, 1837 war und damit die gleiche Typus-Art (*Emberiza capensis* L., 1766) hat. Für die *flaviventris*-Gruppe ist daher ein neuer Untergattungsname notwendig, und es sei für diese wohl farbenprächtigste Gruppe innerhalb der Gattung *Emberiza* der Name

Cosmospina **subg. nov.**

mit dem Typus *Emberiza flaviventris* Stephens, 1815, Gen. Zool. 9, 2, p. 374 vorgeschlagen.

Die Arten dieser Gattung kennzeichnen sich vor allem durch den Charakter der Gefiederfärbung: weißes Superzilium bei goldgelber Unterseite und der bei Ammern weit verbreiteten, der mit *Cosmospina* sym-

---

1) S. Bd. 19, p. 157—164 (1968).

patrischen Untergattung *Fringillaria* aber fehlenden weißen Zeichnung des distalen Teiles der Steuerfedern. Zu dem weißen Superzilium können weitere weiße Kopfzeichnungen in Form eines Scheitelstreifs und Unteraugenstreifs kommen. Die Kombination von weißem Superzilium und gelber Unterseite ist in der Gattung *Emberiza* einmalig. Die gelbe Unterseite erinnert wie die schwarze oder schwärzliche Grundfärbung des Kopfes an *Emberiza (Granativora) melanocephala,* und es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß E. und V. Stresemann (1969), Portenko folgend, *Granativora* sogar Gattungsrang zubilligen möchten; leider ist über die Mauserverhältnisse, die E. und V. Stresemann in erster Linie für eine Abtrennung von *Granativora* eintreten ließen, für *Cosmospina* nicht viel bekannt. Dennoch kommt *Granativora* als wahrscheinlichster außeräthiopischer Verwandter von *Cosmospina* in Frage, wenn letztere auch anders als *Granativora* Eier mit Kritzelzeichnungen legt. Ähnlichkeiten bestehen auch in der Schnabelform, die nicht die extreme Abknickung der Schneiden aufweist, wie wir sie bei manchen anderen Ammern finden. Trotzdem lassen sich engere Beziehungen der beiden Gruppen z. Zt. nicht nachweisen, aber selbst wenn das eines Tages möglich sein sollte, bleiben die Unterschiede wohl groß genug, um subgenerische Trennung zu rechtfertigen.

Estrildidae

Hypargos niveoguttatus

Eine von Mr. M. O. E. Baddeley bei Nacala im Küstengebiet Nord-Moçambiques gesammelte kleine Serie (3 ♂, 1 ♀) von *Hypargos niveoguttatus* (Peters) unterscheidet sich von *H. n. macrospilotus* Mearns, 1913 (Meru, Kenia), der nach bestehender Auffassung in Ostafrika südwärts bis zum Sambesi verbreitet ist, durch hellere, viel wärmer und lebhafter rehbraune Färbung von Rücken und Flügeldecken, die überdies bei zwei der drei ♂ rot überlaufen ist, und durch die viel heller graue, bräunlich verwaschene Unterkörperfärbung des ♀, die noch heller als die der ♀ von *H. n. niveoguttatus* aus dem südlichen Moçambique ist. Mit diesen Vögeln von Nacala stimmt eine Serie (5 ♂, 1 ♀) von Mikindani an der Südküste Tansanias, gesammelt von Th. Andersen, überein. Wir haben es also im Küstengebiet des südlichen Ostafrikas und Nord-Moçambiques mit einer hell und lebhaft gefärbten Rasse zu tun, die vielleicht im Küstengebiet Ostafrikas noch weiter nordwärts verbreitet ist, da J. R. M. Tennent (1964) auf die lebhaftere Rückenfärbung von Stücken aus dem Küstengebiet Kenias (Takaungu, Malindi) hinweist und je ein ♂ und ein ♀ von Kilifi an der Küste Kenias im Museum Koenig ebenfalls oberseits lebhafter rotbraun als Vögel aus dem ostafrikanischen Binnenland gefärbt sind; das ♀ ist am Unterkörper jedoch so dunkel wie *H. n. macrospilotus,* so daß wir es hier mit einer weiteren Rasse oder mit Übergängen zu *macrospilotus* zu tun haben könnten. Nach ihrem Sammler benenne ich die neue Rasse

Hypargos niveoguttatus baddeleyi **subsp. nov.**

Typus ♀, Nacala, Nord-Moçambique, Dezember 1967, leg. M. Baddeley, Museum A. Koenig, Bonn Nr. 68.1297.

Ein ♀ wurde als Typus gewählt, weil bei *H. niveoguttatus* die Rassenmerkmale im weiblichen Geschlecht deutlicher ausgeprägt sind.

Diagnose: ♀ und ♂ mit lebhaft rehbraunem Rücken wie *H. n. interior* Clancey, von dem durch kürzeren Schwanz unterschieden; die Rückenfärbung ist meist mehr oder weniger karminrot überlaufen; ♀ mit ziemlich hellroter Kropfgegend, die heller als bei *H. n. macrospilotus* ist; bei den ♂ ist das Rot der Kehle, der Kopf- und Halsseiten sehr ausgedehnt und trennt zuweilen, wie es Clancey (1961) für *H. n. centralis* angibt, als Halsband das Braun des Rückens vom Olivgrau des Oberkopfes; die Grundfarbe des Unterkörpers ist beim ♀ ein helles, olivbräunlich verwaschenes Grau, heller als bei der Nominatrasse, so daß die neue Form auch darin *H. n. interior* nahekommt; ein ♂ mit etwas Rot im Schwarz des Unterkörpers. Bei dem ♀ von Nacala (Typus) zieht sich das Rot in einem dünnen Streif von der Schläfengegend bis über die Augen, wie es Clancey für ♀ von *H. n. idius* (= *macrospilotus*?) angibt; ich halte das für eine individuelle Variation.

Flügellänge: ♂, Nacala 56, 57, 58 mm; Mikindani 54, 54, 54, 55, 56 mm; ♀, Nacala 55 mm (Typus), Mikindani 58 mm.

Schwanzlänge: ♂, Nacala 49, 51, 51 mm; Mikindani 46, 46, 50, 50, 51 mm, ♀, Nacala 48 mm (Typus), Mikindani 51 mm. Die durchschnittlich größere Schwanzlänge der Vögel von Nacala (♂ 50,3 gegenüber 48,6 mm) mag auf die Nachbarschaft von *H. n. interior* hinweisen, für den Clancey (1961) eine Schwanzlänge von 55—58 mm angibt.

2 ♀ aus dem Songea-Distrikt im Inneren Süd-Tansanias, die nach Clancey (1961) zu *H. n. idius* gehören sollten, kann ich nicht von *H. n. macrospilotus* unterscheiden; das eine zeigt den für *idius* angegebenen roten Schläfenstreif überhaupt nicht, das andere nur in ganz geringer Andeutung, viel weniger deutlich als das Typus-Exemplar von *H. n. baddeleyi*; die Oberseitenfärbung gleicht der von *H. n. macrospilotus*. Auch Vögel von Morogoro und den Nord-Paré-Bergen halte ich für *H. n. macrospilotus*.

Estrilda (Neisna) melanotis

Clancey (1969) beschrieb Stücke dieses Astrilds vom Mt. Gorongosa in Moçambique als *Estrilda quartinia stuartirwini* (eine artliche Trennung von *quartinia* ist angesichts der Rasse *bocagei* aus Angola nicht durchführbar!) und trennte sie und alle Vögel dieser Art von Rhodesien, Moçambique und Süd-Tansania wegen hellerer Färbung (Oberkopf heller grau, Rücken grüner, Bürzel und Unterseite heller) von *E. m. kilimensis* (Sharpe, 1890), die vom Kilimanjaro beschrieben und bisher als die Rasse ganz Ostafrikas von Kenia bis Ost-Rhodesien angesehen wurde. Wir erhielten durch Baddeley ein ♂ ad. vom Mt. Gorongosa, das mit je einem ♂ und ♀ von Uluguru (Tansania) in unserer Sammlung vollkommen übereinstimmt. Topotypische

E. m. kilimensis besitzen wir nicht; zwei zu dieser Rasse zu rechnende Vögel (♂, ♀) von Lwiro (Kivu-Gebiet, Zaire) haben geringfügig düstereren, mehr olivbraunen Rücken, das ♀ auch etwas dunkleres Grau der Brust als *E. m. stuartirwini*; in der Färbung des Oberkopfes besteht kein Unterschied, ebensowenig im satt ockergelben Farbton der Unterkörpermitte; bei *E. m. stuartirwini* entspricht die Rückenfärbung etwa der von *E. m. melanotis* und *E. m. bocagei.* Alle diese Vögel sind auf dem Rücken viel weniger grün als *E. m. quartinia* aus Äthiopien, von der unser Museum eine Serie von 12 Exemplaren besitzt; bei dieser Rasse ist das Gelb der Unterkörpermitte viel heller, mehr zitronengelb, ähnlich wie bei *E. m. bocagei,* aber lebhafter, das Grau des Oberkopfes heller. Flügellänge unserer 3 Stücke von *E. m. stuartirwini:* 44,5 mm (Gorongosa), 44,5 mm (Uluguru, ♂), 45,0 mm (Uluguru, ♀), unserer beiden *E. m. kilimensis* aus Lwiro 46,0 (♂) und 45,0 mm (♀). Auf das Vorkommen einer von *kilimensis* verschiedenen, etwas helleren Rasse hatte schon Meise (1937) hingewiesen; er rechnet zu dieser ein bei Mahuka im Matengohochland (Süd-Tansania) gesammeltes ♂ (Fl. 47 mm) und Stücke von Kassanga am Tanganyika-See aus dem Berliner Museum und unterscheidet sie, ohne sie zu benennen, von dunkleren und brauneren Vögeln aus dem Nordosten des heutigen Tansania.

Estrilda melanotis ist ein recht aberrantes Glied der wenig einheitlichen Gattung *Estrilda,* die, wie vor allem Nicolai und Güttinger (mdl.) betonten, vielleicht besser aufgeteilt würde, jedenfalls aber in eine Reihe gut unterschiedener Subgenera zerfällt: *Glaucestrilda* Robts. (*perreini, thomensis, caerulescens*); *Brunhilda* Reichb. (*erythronotos, charmosyna*), *Krimhilda* Wolters (*nonnula, atricapilla*); *Estrilda* Swains. (*astrild, troglodytes, rufibarba, rhodopyga*), *Melpoda* Reichb. (*poliopareia, paludicola, melpoda*); *Neisna* Bonap. (*melanotis*). Statt des Namens *Neisna* Bonaparte, 1850, Conspectus generum avium, 1, p. 460 ist nun für die letztgenannte Untergattung (oder Gattung) häufig die Bezeichnung *Coccopygia* Reichenbach, 1862—63 angewandt worden mit der Begründung, daß Bonapartes Name *Neisna* keine nomenklatorische Gültigkeit habe oder aber, daß die typische Art für den Namen *Neisna* erst 1890 durch Sharpe in Band 13, p. 305, des Catalogue of Birds in the British Museum mit *Fringilla subflava* Vieillot = *Amandava subflava* (Vieill.) festgelegt worden sei. Beides ist unrichtig, auch wenn die erstgenannte Behauptung erneut in Band 14 von Peters' Check-list of Birds of the World (1968) vertreten wird (Fußnote, p. 348). Gewiß sind alle Namen in Bonapartes Conspectus in recht kursorischer und wenig befriedigender Weise vorgeschlagen worden, allein der Name *Neisna,* im Singular gebraucht (im Gegensatz etwa zu der Bezeichnung „Granatinae", auf p. 458) und durch eine Beschreibung („Subundulatae. Cauda brevi.") qualifiziert, wird offenbar in subgenerischem Sinne vorgeschlagen, ganz in der gleichen Weise wie der nie beanstandete Name *Pyrrhuloxia,* der ebenfalls ohne Nennung eines Autors oder einer Typus-Art aufgeführt wird; da unter den für *Neisna* genannten und beschriebenen Arten bei einer, *„Fringilla dufresnii,* Vieill." (= *E. melanotis*), unter den Synonymen der Name *Fringilla neisna* Lichtenstein aufgeführt wird, ist nicht nur hinreichend klar, daß *Neisna* nicht als ein bloßer „vernacular name" angesehen werden kann, sondern auch, daß nach Art. 68, Abs. d. der Nomenklaturregeln *Fringilla melanotis* Temminck, 1823 (ebenfalls von Bonaparte genannt) = *Fringilla neisna* Lichtenstein die typische Art der Untergattung oder Gattung *Neisna* Bonaparte darstellt, deren Name zu verwerfen mindestens so lange kein Grund besteht, wie Namen wie *Pyrrhuloxia* Bonaparte aufrechterhalten werden; Sharpes Typenfestsetzung von 1890 wird damit hinfällig. Es ist ferner zu bedenken, daß der Name *Neisna* jahrzehntelang benutzt wurde, so daß auch vom Gebrauch her kein Anlaß besteht, ihn zu verwerfen.

Ortygospiza atricollis

Die Frage einer möglichen Aufteilung der südafrikanischen Populationen des Wachtelastrilds auf verschiedene Rassen ist in dieser Zeitschrift von

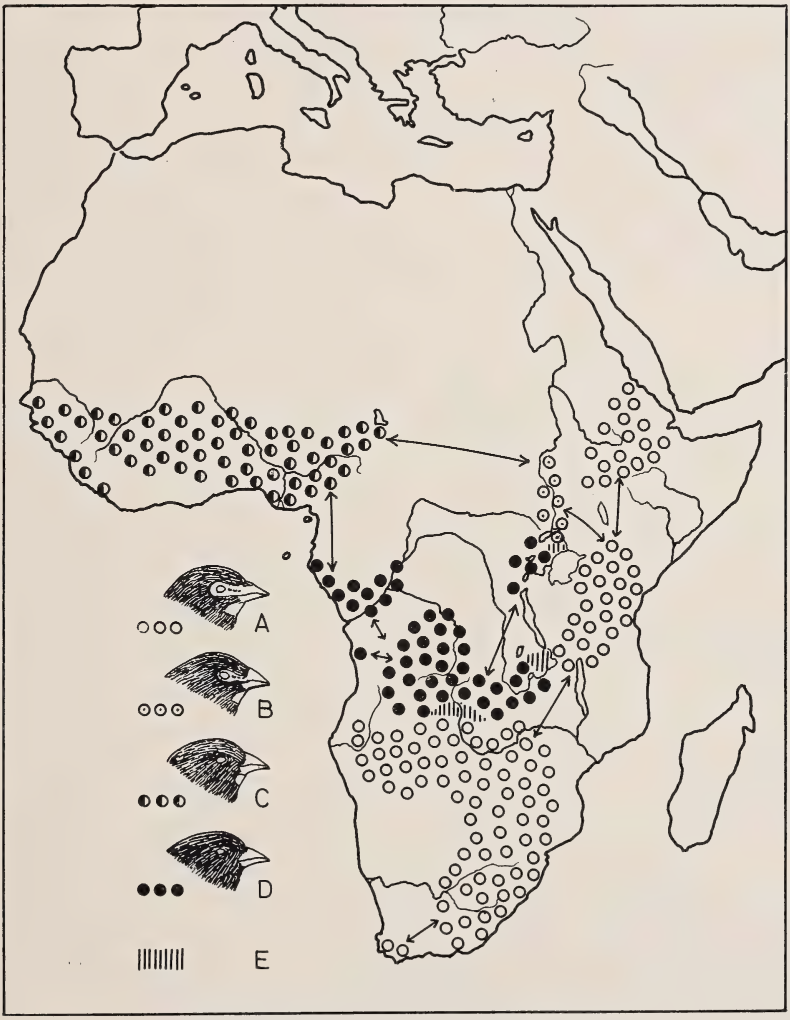


Abb. 1. Die Verbreitung der Rassengruppen von *Ortygospiza atricollis*.

A *fuscocrissa*-Gruppe (mit deutlicher weißer Brillenzeichnung und großem weißem Kinnfleck). B *O. a. ugandae* (mit sehr reduzierter, nur noch angedeuteter Brillenzeichnung und kleinem weißem Kinnfleck). C *atricollis*-Gruppe (ohne weiße Brillenzeichnung, aber mit kleinem weißem Kinnfleck). D *gabonensis*-Gruppe (ohne alles Weiß am Vorderkopf). E (schraffiert) Überschneidungsgebiete zweier Rassengruppen. — Die Pfeile verbinden die Verbreitungsgebiete der einander nächstverwandten Rassen oder Rassengruppen über von der Art gegenwärtig nicht besiedeltes Gebiet hinweg.

Niethammer und Wolters (1966) eingehend behandelt worden. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß nach meiner Auffassung alle *Ortygospiza*-Formen als Rassen einer und derselben Art, *O. atricollis,* angesehen werden sollten, die dann ein weiteres Beispiel für einen Rassenkreis liefert, dessen Endglieder sich in einigen Gebieten überschneiden, wie aus Abb. 1 zu ersehen ist: von der süd- und ostafrikanischen *fuscocrissa*-Rassengruppe, die von White (1963) u. a. als Art von *O. atricollis* getrennt wird und durch weiße Brillenzeichnung und weißes Kinn ausgezeichnet ist, geht die Merkmalsprogression über die etwas variable, zwischen der *fuscocrissa*-Gruppe und *O. a. atricollis* vermittelnde (Mischform?) *O. a. ugandae* mit deutlichem Kinnfleck, aber nur angedeuteter oder völlig fehlender Brillenzeichnung zur *atricollis*-Rassengruppe mit kleinem Kinnfleck und meist fehlender Brille und schließlich zur *gabonensis*-Gruppe ohne weißes Kinn und ohne Brillenzeichnung, die dann als *O. a. fuscata* in einigen Gebieten Sambias neben Rassen der *fuscocrissa*-Gruppe lebt, während in West-Uganda das Vorkommen von Stücken mit weißem Kinn Introgression der *atricollis*- oder *fuscocrissa*-Gruppe wahrscheinlich macht. Traylor (1963) hatte geglaubt, aufgrund der Schnabelfärbung die *gabonensis*-Gruppe als Art allen übrigen, die er als *atricollis* zusammenfaßte, gegenüberstellen zu können; inzwischen hat sich jedoch herausgestellt, daß die Unterschiede der Schnabelfärbung, auf die Traylor sich vor allem stützte, nicht stichhaltig sind und daß nicht nur die *gabonensis*-Gruppe, sondern die ♂ aller Formen zur Brutzeit völlig roten Schnabel haben. Die Wachtelastrilde aus der *gabonensis*-Gruppe sind vor allem der dunklen Rasse *O. atricollis ansorgei* aus der *atricollis*-Gruppe sehr ähnlich, und es läßt sich in der Kette der Rassen nirgendwo eine begründbare Trennungslinie ziehen. Die Zusammenfassung in einer Art, deren extreme Rassen in einem schmalen Grenzgebiet unvermischt nebeneinander leben, bringt die in der Natur gegebenen Verhältnisse am besten zum Ausdruck. So liefert dieser Grenzfall zwischen Spezies und Subspezies ein weiteres schönes Beispiel eines Überlappungsringes.

Pycnonotidae

Pycnonotus capensis

Mit Lawson (1962) und Traylor (1963) betrachte ich die gewöhnlich in einer besonderen Art, *P. barbatus,* gesonderten Rassen mit schwarzem Augenlidrand nur als eine Rassengruppe der Art *P. capensis.*

Durch die Sammeltätigkeit von Mr. M. O. E. Baddeley erhielt das Museum Alexander Koenig eine Serie von 11 ♂♀ dieses Bülbüls aus der Gegend von Beira (Moçambique) und 4 ♂♀ aus Rhodesien (Salisbury). Während von White (1962) die Vögel aus beiden Gebieten zusammengefaßt und mit solchen von Tansania bis zur Ost-Kapprovinz unter dem Namen *P. barbatus layardi* Gurney, 1879 vereinigt werden, zeigt sich bei unseren Stücken ein sehr deutlicher Unterschied zwischen den beiden oben genannten Populationen; die Vögel von Beira sind an Kopf und Vorderbrust viel dunkler als die rhodesischen Stücke (trotz des für sie in Frage kommenden Namens *pallidus* Roberts, 1912) und nicht nur durch die geringere Größe von den rhodesischen Hochlandvögeln (*P. c. naumanni* Meise, 1934) unterschieden, wie Lawson (1962) angibt. 1 ♂ und 1 ♀ vom Mt. Gorongosa in Moçambique gehören nicht zu *P. c. naumanni,* sondern sind *P. c. pallidus,* wie es schon da Rosa Pinto (1959) nach einem Paar von Vila Paiva de Andrada angegeben hatte. Auch Vögel von Stegi (Swasiland) in unserer Sammlung gehören nicht mehr zu *P. c. naumanni,* die bis ins Laeveld von Transvaal reichen soll, von wo wir kein Material haben, sondern sie sind schon zu *P. c. tenebrior* Clancey, 1955 zu rechnen.

Maße: *P. c. naumanni:* rhodesische ♂: 96, 96,5, 98, 98 mm. *P. c. pallidus:* ♂, Beira: 93,5, 94, 94, 95, 96, 96 mm; Gorongosa 96 mm; ♀, Beira: 90, 90, 91, 93, 96 mm; Gorongosa 93 mm.

Zusammenfassung

Die geographische Variation und die verwandtschaftliche Stellung einiger südostafrikanischer Vogelarten werden anhand kürzlich in die Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig gelangten Materials diskutiert.

Dabei wird eine neue Rasse, *Hypargos niveoguttatus baddeleyi,* aus dem Küstengebiet von Nord-Moçambique und Süd-Tansania beschrieben, und es wird eine Untergattung für *Emberiza flaviventris* und Verwandte *Cosmospina* benannt.

Estrilda melanotis stuartirwini, Pycnonotus capensis naumanni und *P. c. pallidus* sind anzuerkennende, mehr oder weniger deutlich gekennzeichnete Rassen.

Alle Formen der *Ortygospiza-atricollis*-Gruppe werden am besten in einer einzigen Art, *O. atricollis,* vereinigt, deren extreme Rassen sich in einem kleinen Gebiet überlagern, ohne sich zu vermischen (Überlappungsring).

Neisna Bonaparte, 1850 ist entgegen anderen Auffassungen der anzuwendende Untergattungsname (evtl. Gattungsname) für *Estrilda melanotis.*

Summary

Geographical variation and systematic position of several Southeast African bird species, of which the collection of the Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig recently received fresh material, are discussed.

A new subspecies, *Hypargos niveoguttatus baddeleyi,* is described from the coastal districts of Northern Moçambique and Southern Tanzania, and a subgenus for *Emberiza flaviventris* and allied species is named (*Cosmospina* subg. nov.).

Estrilda melanotis stuartirwini, Pycnonotus capensis naumanni and *P. c. pallidus* are more or less well-marked, recognizable subspecies. All forms of the *Ortygospiza atricollis* group are best united as a single species, the extreme subspecies of which overlap to a small extent without interbreeding.

Reasons are given for regarding *Neisna* Bonaparte, 1850 as a valid name and, notwithstanding contrary views, *Neisna* and not *Coccopygia* Reichb. is considered to be the correct subgeneric (or generic?) name for *Estrilda melanotis.*

Literatur

Clancey, P. A. (1961): Miscellaneous Taxonomic Notes on African Birds. XVI. 5. The races of Peters' Twinspot *Hypargos niveoguttatus* (Peters). — Durban Museum Novitates 6: 97—104

— (1968): Subspeciation in some birds from Rhodesia. II. — Durban Museum Novitates 8: 153—182

— (1969): Miscellaneous Taxonomic Notes on African Birds. XXVII. 6. Systematic and distributional notes on Moçambique birds. — Durban Museum Novitates 8: 243—274

Hall, B. P., und R. E. Moreau (1970): An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. London

Lawson, W. J. (1962): The genus *Pycnonotus* in southern Africa. — Durban Museum Novitates 6: 165—180

Meise, W. (1937): Zur Vogelwelt des Matengo-Hochlandes nahe dem Nordende des Njassasees. — Mitt. zool. Mus. Berlin 22: 86—160

Niethammer, G., und H. E. Wolters (1966): Kritische Bemerkungen über einige südafrikanische Vögel im Museum A. Koenig, Bonn. — Bonner zool. Beitr. 17: 157—185

Peters' Check-list of Birds of the World. Bd. 14. (1968). Cambridge, Mass.

Stresemann, E. und V. (1969): Die Mauser einiger *Emberiza*-Arten. I. — J. Orn. 110: 291—313.

Tennent, J. R. M. (1964): The birds of Endau Mountain in the Kitui District of Kenya. — Ibis 106: 1—6

Traylor, M. A. (1963 a): Check-list of Angolan birds. Lissabon

— (1963 b): Revision of the Quail Finch. — Bull. Brit. Orn. Cl. 83: 141—146

White, C. M. N. (1962): A revised check list of African Shrikes, Orioles, Drongos, Starlings, Crows, Waxwings, Cuckoo-shrikes, Bulbuls, Accentors, Thrushes and Babblers. Lusaka

Anschrift des Verfassers: Dr. H. E. Wolters, Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164

(Aus dem Institut für Allgemeine Zoologie der Universität Mainz)

Brutverbreitung paläarktischer Vögel im Nepal-Himalaya*

Von

JOCHEN MARTENS

Der zentrale Himalaya nimmt auf dem asiatischen Festland eine Schlüsselstellung ein: Er trennt das trockene paläarktische Hochasien vom monsunfeuchten orientalisch-indischen Südasien. Das Schnittgebiet beider Regionen liegt in den oberen Lagen der Südabdachung des Gebirges und umfaßt vertikal wie horizontal nur einen äußerst schmalen Bereich.

Im gesamten Verlauf des Gebirges treffen und verzahnen sich die Areale paläarktischer und orientalischer Arten, und viele erreichen dort die äußerste Grenze ihrer Verbreitung. — Hier sollen die Vertreter dreier Gruppen besprochen werden, deren Arealgrenzen im nepalischen Gebirgsteil liegen und über deren horizontale Verbreitung neue Daten gesammelt werden konnten.

1. Viele paläarktische Arten, deren Arealgrenzen dem Verlauf des Himalaya-Systems folgen, lassen sich zwei Gruppen zuordnen:

1.1. Arten, die im Bereich ihres asiatischen Areals große Gebiete nördlich der Himalaya-Hauptkette besiedeln. — Diese Populationen sind überwiegend trocken- und höhen-adaptiert und leben außerhalb des Waldes. Sie erreichen am Nord-Fuß des Himalaya die Südgrenze und überschreiten als Brutvögel den Hauptkamm selbst in den Hochlagen nicht auf die monsunbestrichene Südseite.

Hierher gehören im nepalischen Bereich: *Anas platyrhynchos, Columba rupestris, Phoenicurus ochruros, Saxicola torquata przewalskii, Leptopoecile sophiae, Cinclus cinclus* (vgl. die ausführliche Diskussion dieser Gruppe bei Diesselhorst 1968: 68—71).

1.2. Arten, die als meist trockenadaptierte (Wald-) Gebirgsbewohner das Himalaya-System von Westen besiedelt haben und in seinem Verlauf ihre östliche Arealgrenze dort erreichen, wo ihnen zu hohe Monsun-Niederschläge keine adäquaten Biotope mehr bieten. — Soweit es sich um wald- oder zumindest gehölzbewohnende Arten handelt, finden sie ihre Ost-

---

* Mit einem Jahresstipendium des DAAD und einer Sachbeihilfe der DFG-Ergebnisse der Nepal-Reise 1969/70, Nr. 10. — Nr. 9: Z. Säugetierkunde, 37 (3), 1972.

Grenze in den Durchbruchtälern des Kali Gandaki und Marsyandi (W-Nepal, Abb. 1 a). Deren nördliche Teile sind vor dem Monsun geschützt, besitzen aber dennoch (Nadel-) Wald. — Hierher gehören *Phoenicurus caeruleocephalus, Phylloscopus inornatus, Carduelis carduelis, Serinus pusillus, Emberiza cia, Certhia himalayana* und (hier nicht behandelt) *Parus rufonuchalis rufonuchalis.* Unter den Pflanzen sind *Cedrus deodara* und *Picea smithiana* zu nennen.

2. Himalayanische Arten: In der Orientalischen Region wird eine Himalayanische Subregion unterschieden. Sie entsendet ihre Elemente von den Gebirgen SW-Chinas, Burmas und von noch östlicheren Gebieten entlang der Süd-Flanke des Himalayas nach Westen. Die Verbreitungsgrenzen dieser Elemente werden westwärts durch kontinuierlich abnehmende Niederschläge und die immer mehr zurücktretenden montanen Feuchtwälder bestimmt, auf die diese Arten angewiesen sind.

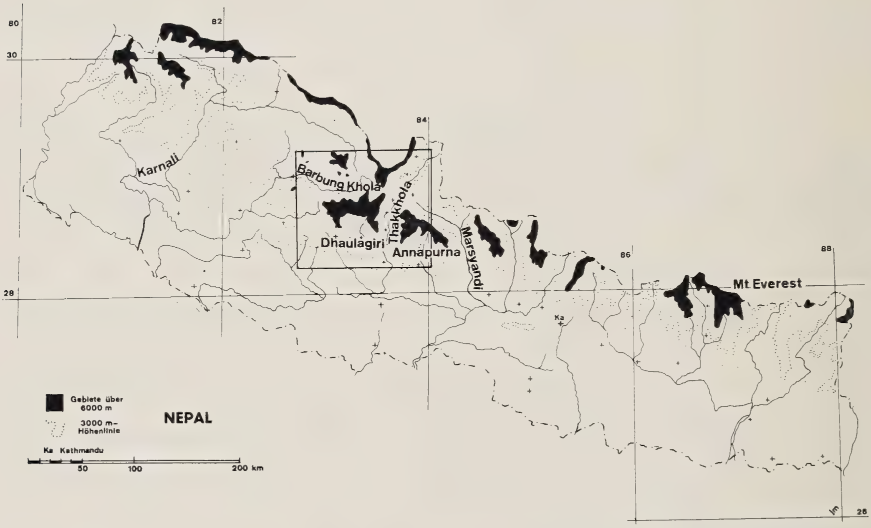

80
82
30
84
86
88
28
Karnali
Barbung Khola
Thakkhola
Dhaulagiri
Annapurna
Marsyandi
Mt Everest
Ka
Gebiete über 6000 m
3000 m-Höhenlinie
NEPAL
Ka Kathmandu
50
100
200 km

Abb. 1 a. Lage des Dhaulagiri-Massivs in West-Nepal. Der umrahmte Kartenteil entspricht den Abb. 1 b, 2, 5 und 7.

In diese Gruppe gehören zahlreiche Timalien, vor allem *Garrulax*-Arten und *Conostoma aemodium.* Behandelt werden hier *Paradoxornis nipalensis, Certhia discolor* und *C. nipalensis.*

Dieser Himalayanischen Subregion entspricht auf botanischem Sektor in groben Zügen die Sino-japanische Region: von Japan über Korea, die südlichen Teile Chinas und westwärts entlang der Südabdachung des Himalaya (Karte in Nakao 1964).

Von den nachstehend besprochenen Arten lassen sich *Monticola solitarius, Cephalopyrus flammiceps* und wahrscheinlich auch *Cinclus cinclus* nicht in die definierten Gruppen einfügen. Sie sind in (Eur-)Asien weit verbreitet, und es ist kaum zu entscheiden, von wo aus sie das Himalaya-System erreicht haben.

Das Expeditionsgebiet

Alle dargelegten Daten stammen aus dem Dhaulagiri-Massiv im Westen des Landes, das bisher — vom äußersten Osten (Thakkhola = oberes Tal des Kali Gandaki) abgesehen — ornithologisch unbekannt war (vgl. Abb. 1 a und 1 b).

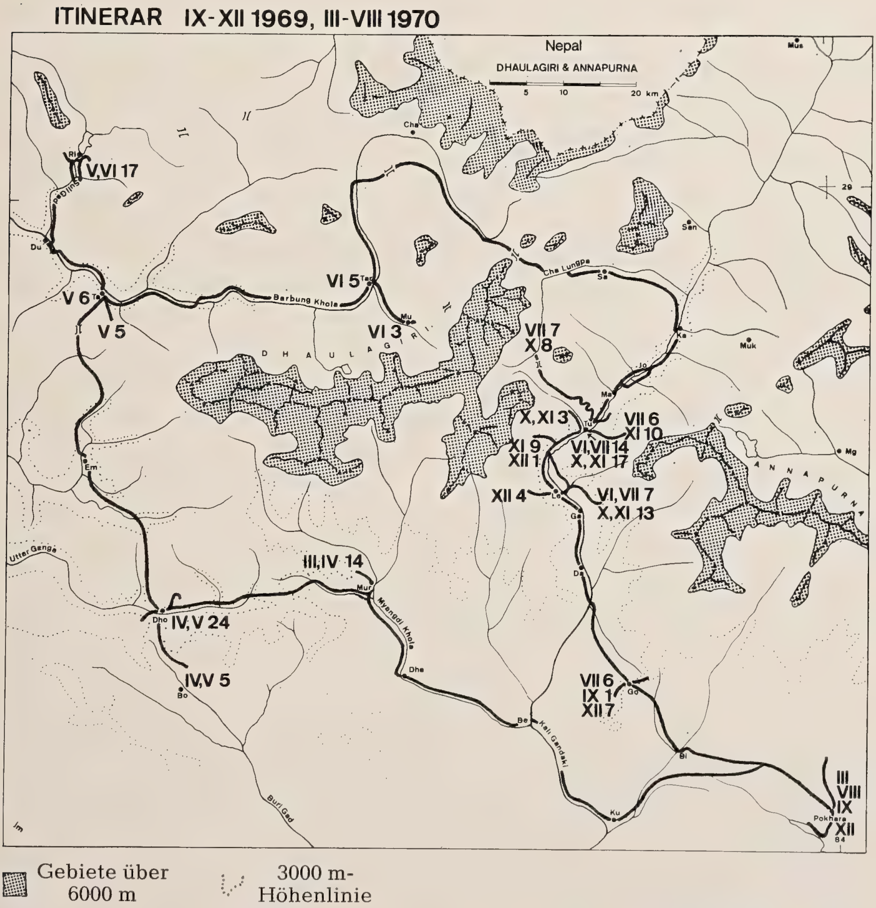

ITINERAR IX-XII 1969, III-VIII 1970
Nepal
DHAULAGIRI & ANNAPURNA
5 10 20 km
Mus
Cha
29
San
Ri
V,VI 17
Du
V 6
Te
V 5
Barbung Khola
VI 5
Te
Mu
VI 3
D H A U L A G I R I
Che Lungpa
Sa
VII 7
X 8
Ka
Muk
Jo
Ma
X, XI 3
VII 6
XI 10
XI 9
XII 1
VI, VII 14
X, XI 17
Mg
A N N A P U R N A
XII 4
Le
VI, VII 7
X, XI 13
Ga
Em
Utter Ganga
III, IV 14
Mur
Da
Dho
IV, V 24
Myangdi Khola
IV, V 5
Bo
Dhe
VII 6
IX 1
XII 7
Go
Be
Kali Gandaki
Bi
III
VIII
IX
XII
Pokhara
84
Ku
Buri Gad
Im
▩ Gebiete über 6000 m
3000 m-Höhenlinie

Abb. 1 b. Itinerar im Dhaulagiri-Gebiet. — Römische Zahlen bezeichnen die Aufenthaltsmonate, arabische Zahlen die Aufenthaltstage.

Ich weilte im Dhaulagiri-Gebiet von Ende IX — Mitte XII 1969 (Thakkhola) und von Mitte III — Ende VII 1970. Auf der zweiten Expedition umkreiste ich den Dhaulagiri und lernte dabei die wüstenhaften tibetischen Trockengebiete des Inneren Himalaya kennen (Dolpo) (Abb. 1 b).

Das Dhaulagiri-Massiv erstreckt sich als Teil der Himalaya-Hauptkette über etwa 70 km in West-Ost-Richtung. Es erreicht mit 8157 m die größte Höhe im Ostteil (fünfthöchster Berg der Erde) und fällt dort um fast 6000 m zum Kali-Gandaki-Tal ab und bildet mit den West-Ausläufern des Annapurna-Massivs (8096 m) die „größte Schlucht der Welt". Der Gebirgsriegel ist an keiner Stelle überschreitbar.

Die Vegetation des Gebietes ist von Dobremez & Jest (1970) dargestellt worden. Zu eingehenderer Information sei darauf verwiesen.

Auf der Südflanke herrschen bis etwa 2000 m tropische und subtropische Waldformationen vor *(Shorea, Castanopsis, Alnus nipalensis, Pinus roxburghii).* Zwischen 2000 m bis zur Waldgrenze bei etwa 4000 m schließen Wälder der gemäßigten Stufe an (mehrere *Quercus*-Arten, *Abies, Tsuga dumosa, Rhododendron campanulatum*). Bis zur Vegetationsgrenze in knapp 6000 m folgen die Krummholzzone, die Rasen- und die Polsterpflanzenstufe. An der Ost- und (Nord-)West-Flanke des Dhaulagiri, die bereits monsungeschützt sind, treten xerophile Wälder auf. Sie bestehen aus *Cupressus torulosa, Cedrus deodara* (Ostgrenze bei Tarakot; Barbung Khola), *Picea smithiana* und *Betula utilis*. Die Gegenden im Regenschatten des Dhaulagiri sind (fast) waldlos und tragen lediglich steppenartige Formationen aus *Caragana* und *Artemisia.*

Der große ökologische Reiz des Dhaulagiri-Gebietes liegt in den bedeutenden klimatischen Gegensätzen zwischen Nord- und Südseite. Man gelangt durch die Kali Gandaki-Schlucht in weniger als zwei Tagesmärschen von den sommerlich monsunfeuchten Montanwäldern der Südflanke über die gemäßigten Koniferen-Wälder der Ostflanke in die regengeschützten tibetischen Landstriche im Inneren Himalaya. Das erlaubt auf ganz geringen horizontalen (und vertikalen) Entfernungen sehr unterschiedliche Vegetationstypen und ihre tierische Besiedlung in Abhängigkeit von Niederschlag und Höhenlage zu untersuchen.

Auf Abb. 2 sind die Niederschlagswerte für 3 Stationen im Tal des Kali Gandaki (Beni, Lethe, Jomosom) und im Tal der Barbung Khola (Dunahi) angegeben. Der krasse Gegensatz zwischen monsunexponierter und monsungeschützter Seite ist ersichtlich; die Regenmengen der Stationen Jomosom und Beni verhalten sich knapp wie 1 : 6. Als wichtige feuchtigkeitsabhängige Grenzen sind die nördlichen Ausläufer der Verbreitung der Landblutegel (Haemadipsidae) (Abb. 2, Balken 1) und die des geschlossenen Waldes (Balken 2) im Kali Gandaki-Tal angegeben.

Bei der Bestimmung meiner Belegexemplare halfen die Herren Dr. R. L. Fleming sen. und jr. (Kathmandu). Im Felde gaben mein Stipendien-Kollege Ch. Kleinert und

dessen Frau manche Hilfestellung. Unvergessen sind mein Präparator Angtsering Sherpa und meine „rechte Hand" Lhakba Nurbu Sherpa, die das Gelingen aller Teil-Expeditionen ermöglichten. Ihnen gilt mein besonderer Dank. — Herr Dr. G. Diesselhorst revidierte die Belege von *Carpodacus vinaceus, Emberiza cia* und (z. T.) *Phylloscopus inornatus.* Vergleichsmaterial stellten die Herren D. Goodwin und D. Snow (*Ph. inornatus, E. cia*), Dr. G. Mauersberger (*C. vinaceus, E. cia, E. godlewskii, Ph. inornatus*), Prof. Dr. G. Niethammer (*E. cia*), Dr. J. Steinbacher (*C. vinaceus*) und M. A. Traylor (*Paradoxornis nipalensis*) zur Verfügung, wofür vielmals gedankt sei. Mr. F. B. Gill (Philadelphia) gab Auskünfte über *C. vinaceus* der Sammlung der Academy of Natural Sciences. — Die Belege befinden sich im Museum A. Koenig, Bonn.

Die einzelnen Arten

Anas platyrhynchos

Ohne Belegmaterial.

Daten: Thakkhola, Titi-See zwischen Titi und Taglung (2700 m): 1./2. XII. 1969, 2 ♂, 8 ♀; 3. VII. 1970, 2 ♀ mit je 5 großen iuv. (Anwesenheit im April 1970 durch R. L. Fleming jr. bestätigt).

Die Stockente erreicht im tibetischen Hochasien die Südgrenze ihres eurasiatischen Brutareals. Der Nord-Fuß des Himalaya bildet offensichtlich nicht die Arealgrenze, denn große Teile Süd- und Südwest-Tibets scheinen nicht zum Brutgebiet zu gehören. Ludlow (1928) sah im Juni Stockenten bei Gyantse (wenig südlich des Tsangpo, NE von Sikkim) ohne Brut nachweisen zu können und Maclaren (1948) stellte sie noch weiter südlich im Mai auf dem Hram Tso fest. Ali (1946) vermißte sie am tibetischen Manasarowar-See nördlich der West-Grenze Nepals. So scheint dieser erste Fund in Nepal zugleich einer der südlichsten in Eurasien zu sein.

Der Brutplatz liegt an einem winzigen See auf der linken Seite des Kali Gandaki etwa 200 m über dem Tal in der Nähe von Lethe. Der See wird von einigen Quellen gespeist, der Abfluß ist unterirdisch. Ein breiter sumpfiger und nicht betretbarer Cyperaceen-Gürtel umgibt die offene Wasserfläche. Bei meinen beiden Aufenthalten verhielten sich die Stockenten wenig scheu und flogen nicht auf. Sie werden offensichtlich nicht bejagt; den Bewohnern des Dorfes Titi sind Vorkommen und Brut bekannt.

Der Brutplatz liegt etwa auf der Breite des Verlaufes der Hauptkette und steht unter starkem Monsuneinfluß. Die permanente Monsunfront endet erst wenige Kilometer weiter nördlich.

Columba rupestris

Ohne Belegmaterial.

Daten: Juni 1970: Ringmo am Phoksumdo-See (3600 m). — Obere Barbung Khola etwas unterhalb von Kakkot bis Pungli Gompa (3200—4000 m), Mukut (4000 m). — Kali-Gandaki-Tal bei Kagbeni (2900 m).

Die Klippentaube ist in den Trockengebieten des Inneren Himalayas häufig und weit verbreitet. Sie erreicht auf der Nordflanke der Hauptkette ihre Südgrenze. Der Erstnachweis für Nepal wurde erst kürzlich erbracht: nördlich der Hauptkette wurde diese Taube bei Zarkot/Thakkhola gefunden (XII; Fleming 1969). Bruthinweise für Nepal bestanden nicht. *C. rupestris* ist indes Standvogel im nördlichsten Sikkim (Ali 1962) und brütet am Manasarowar-See (nördlich der Westgrenze Nepals; Ali 1946).

Die Höhenverbreitung scheint im Gebiet während der Brutzeit eng begrenzt zu sein. Als Bruthinweise können nur die Daten vom Phoksumdo-See und aus dem Tal der Barbung Khola betrachtet werden, also aus Höhen zwischen 3200 und 4000 m. Abends in Felswände im Talgrund der Barbung Khola einfliegende (3200 m) Vögel schienen sich am Brutort zu befinden. Fünf Klippentauben unter zahlreichen Felsentauben auf den Feldern bei Kagbeni (23. VI., 2900 m) waren dort nur zur Nahrungssuche; das läßt keine Aussage über die Lage des Brutplatzes dieser gewandten Flieger zu.

C. rupestris verhält sich im Gebiet genauso vertraut, wie das für diese Art immer wieder betont wird: sie schließt sich dem Menschen eng an, sucht in den Dörfern nach Nahrung und kommt gelegentlich sogar in die Häuser.

Im Inneren Himalaya nördlich des Dhaulagiri scheint scharfe Vikarianz zwischen der Felsentaube *(Columba livia)* und der Klippentaube zu bestehen; sie läßt sich besonders deutlich in der Siedlungsabfolge im Barbung Khola-Tal ablesen: *C. livia* fand ich flußaufwärts nur etwa bis Tarakot (2400 m), wo sich kleine Kolonien in den Felsen am Fluß befinden. *C. rupestris* siedelt weiter flußaufwärts erst kurz vor Kakkot (3200 m) und von dort an regelmäßig bis ins Quellgebiet der Barbung Khola. Tarakot und Kakkot sind etwa 15 km voneinander entfernt.

Diese Vikarianz scheint Konkurrenz anzudeuten, denn in Gebieten, wo *rupestris* nicht vorkommt, steigt *livia* bis fast 4000 m (Manang nördlich der Annapurna; Lowndes 1955).

Die dritte im Gebiet lebende felsbewohnende Taube, *C. leuconota,* nimmt im Dhaulagiri-Gebiet in der Vertikalverbreiterung die oberste Zone ein. Ich sah sie nördlich der Hauptkette über dem Areal von *rupestris* aufwärts bis 4750 m. *C. leuconota* scheut im Gegensatz zu *rupestris* die monsunbestrichene Südseite des Himalaya nicht, ist aber auch dort auf die alpine Stufe beschränkt.

Phoenicurus ochruros

(Abb. 2)

Ohne Belegmaterial aus der Brutzeit (vgl. Martens 1971).

Daten: Barburg Khola: zahlreiche Sichtbeobachtungen von unterhalb Kakkot (3200 m) bis zum Quellgebiet (4730 m), Mukut (4000 m); davon Brutnachweise bei Kakkot (3200 m, 12. VI.), Tarang (3400 und 3800 m; 14.—16. VI.) und Quellgebiet (4730 m; 21. VI.). — Thakkhola: Sangdak (3800 m, 22. VI.), Kagbeni (2850 m, 23. VI.) und Brutnachweis zwischen Tukche und Marpha (2650 m, 19. VII.).

Der Hausrotschwanz ist in den tibetischen Trockengebieten nördlich der Hauptkette in günstigen Biotopen ein häufiger Brutvogel; er erreicht dort die Südgrenze seines euroasiatischen Areals. Bindung an bestimmte Höhenzonen scheint nicht zu bestehen (Brutfunde von 2650 m bis 4730 m), sondern offensichtlich bildet die Niederschlagsmenge den begrenzenden Faktor der Brutverbreitung. Der südlichste Brutort nördlich Tukche liegt bereits außerhalb des Monsunbereichs, und südlich der Hauptkette fehlt überhaupt jeglicher Bruthinweis.

Allerdings sammelte Diesselhorst (1968) Hausrotschwänze im Everest-Gebiet während der Brutzeit (E VII, VIII; bis knapp 5000 m), also unmittelbar südlich der Hauptkette. Ich selbst sah fast an derselben Stelle (Gorak Shep, bis 5200 m) mehrere E IX, von denen einige ♂ auch sangen (vgl. Martens

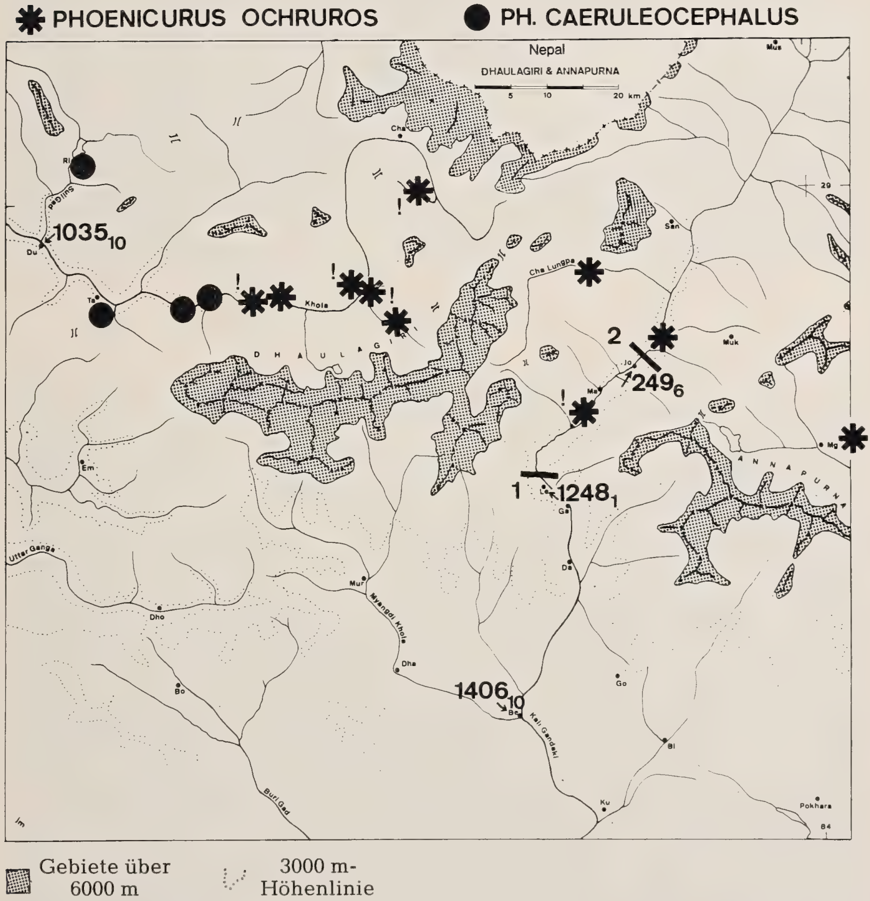

✱ PHOENICURUS OCHRUROS
● PH. CAERULEOCEPHALUS
Nepal
DHAULAGIRI & ANNAPURNA
5 10 20 km
1035_{10}
249_{6}
1248_{1}
1406_{10}
1
2
!
Khola
Cha Lungpa
DHAULAGIRI
ANNAPURNA
Utter Gange
Myangdi Khola
Kali Gandaki
Buri Gad
Pokhara
Mus
San
Muk
Cha
Ri
Du
Ta
Jo
Ma
Mg
Ga
Da
Em
Mur
Dho
Dha
Be
Bo
Go
Bi
Ku
29
84
▨ Gebiete über 6000 m
3000 m-Höhenlinie

Abb. 2. Brutzeit-Funde von *Phoenicurus ochruros* und *Ph. caeruleocephalus* im Dhaulagiri-Gebiet. — Ausrufezeichen (!): Brutnachweise von *Ph. ochruros*. — Balken bei 1: Nord-Grenze der Landblutegel (Haemadipsidae), bei 2: Nord-Grenze des geschlossenen Waldes im Kali-Gandaki-Tal. — Niederschlagswerte in mm: 1406 Beni, 1248 Lethe, 249 Jomosom, 1035 Dunahi; Indices: Länge der Meßreihen in Jahren.

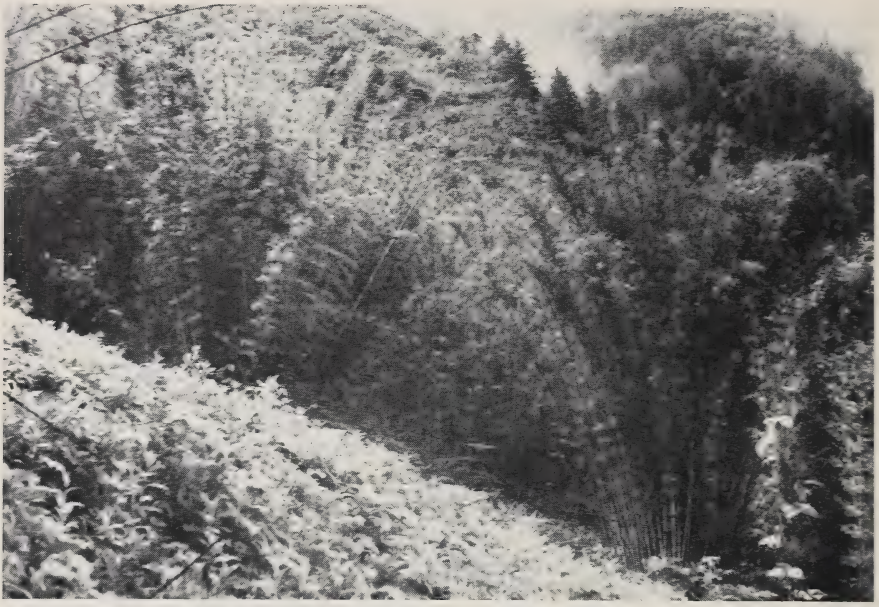


Abb. 3. Bambus-Dickicht im Primärwald des Tals der Chadziou-Khola, Thakkhola, 2600 m. — Die vorderen Bambus-Gruppen sind etwa 7 m hoch. Habitat von z. B. *Carpodacus vinaceus, Conostoma aemodium* und *Paradoxornis nipalensis.*

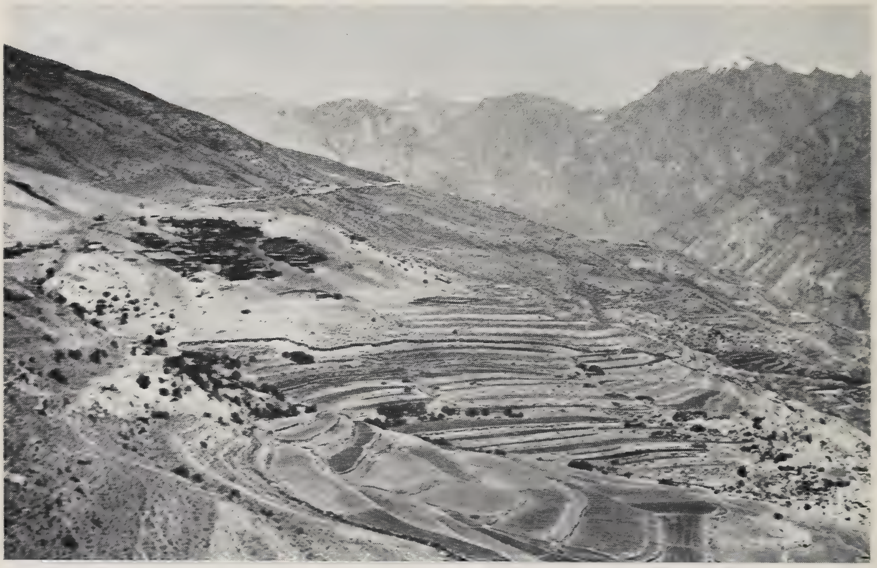


Abb. 4. Tal der oberen Barbung Khola mit dem Tibeter-Dorf Shiang-Ba (= Ghiring des Survey of India); 4000 m. — Habitat von z. B. *Monticola solitarius, Emberiza cia, Leptopoecile sophiae* und *Phoenicurus ochruros.*

Aufnahme Ch. Kleinert.

1971). Der massierte Durchzug der tibetischen Populationen setzt erst Anfang bis Mitte X ein. — Das engere Everest-Gebiet liegt allerdings — durch mehrere Vorketten geschützt — unter merklich abgeschwächtem Monsuneinfluß, so daß Brut dort auch südlich der Hauptkette denkbar wäre.

Brutnachweise in Nepal fehlten bisher, doch sammelte Lowndes (1955) in den Trockengebieten nördlich der Annapurna-Kette 2 ♂ (29. VIII.). Das ist als Bruthinweis zu werten, da der Zug erst später in X einsetzt.

Neststandorte: An senkrechten Felsen, einmal im Uferschotter der obersten Barbung Khola unter einem Stein (4730 m).

Ablauf der Brutzeit: leicht bebrütetes Gelege, 4 Eier, 21. VI. (4730 m); fütternde ad.: 12. VI. (3300 m), 19. VII. (2650 m); eben flügge iuv.: 16. VI. (3400 m).

Phoenicurus caeruleocephalus

(Abb. 2)

Belege aus der Brutzeit (1970):

Gompa bei Tarakot, 3300 m.

254	13. Mai	♀	Ovar unentwickelt
255	13. Mai	♂	Testes 3 × 3,5 mm
256	15. Mai	♂	T. 2,5 × 3 mm
257	15. Mai	♂	T. 2 × 2 mm

Ringmo am Phoksumdo-See, 3600 m.

258	22. Mai	♀	Ovar —
259	25. Mai	♂	T. 2 × 2 mm
260	26. Mai	♀	Ovar —
261	28. Mai	♂	T. 2,5 × 2,5 mm
262	29. Mai	♂	T. 4,5 × 4 mm
263	30. Mai	♀	Eiablage
264	30. Mai	♀	Oocyten 1 mm
265	2. Juni	♂	T. 5 × 3,5 mm

Daten neben den Belegen: Barbung Khola: 11. VI. 1 ♂, Lager oberhalb der Einmündung der Tarap Khola, 2900 m; 12. VI. 1 ♂, Lager kurz vor Kakkot, 3200 m.

Der Blauscheitelrotschwanz besitzt in Nepal lokale Brutvorkommen nördlich der Hauptkette, soweit Waldbestände adäquate Biotope bieten. Alle Beobachtungsplätze wiesen folgende Gemeinsamkeiten auf: Waldränder mit vorgelagerten Gebüschgruppen in offener Hanglage, die Wartenjagd erlauben; Vertikalbereich von 2900 bis 3700 m. Lichte Birken-Gruppen mit eingestreuten und vorgelagerten *Salix*-Gebüschen in 4000 m genügten dem Rotschwanz nicht mehr als Brutplatz, wohl aber noch *Phylloscopus trochiloides*, der ebenfalls Waldbewohner ist. Offensichtlich gemieden werden auch enge, dichtbewachsene Schluchten, z. B. das Suli-Gad-Tal (südlich des Phoksumdo-Sees).

Die Wälder der Brutplätze bestehen aus *Picea smithiana, Pinus excelsa, Cupressus torulosa* und *Betula utilis*.

Die Populationsdichte ist stellenweise offensichtlich sehr hoch. Darauf weisen die Fänge vom Phoksumdo-See, wo mit 3 Netzen nur an einer einzigen Stelle gefangen wurde. Nach den Gonadenbefunden kann die Eiablage auf die Zeit von Ende Mai bis Anfang Juni angesetzt werden.

Diese ersten Brutfunde in Nepal erweitern das Areal von Garhwal (westlich Nepals) um etwa 300 Kilometer nach Osten und sind damit die östlichsten überhaupt. Der Verlauf des Areals dieses trockenadaptierten Rotschwanzes wird von West nach Ost immer stärker eingeengt, da einerseits die Monsun-Niederschläge im Himalaya nach Osten kontinuierlich zunehmen, andererseits xerophile Wälder sogar nördlich der Hauptkette bereits in Zentral-Nepal nicht mehr existieren können. Somit sind Brutmöglichkeiten

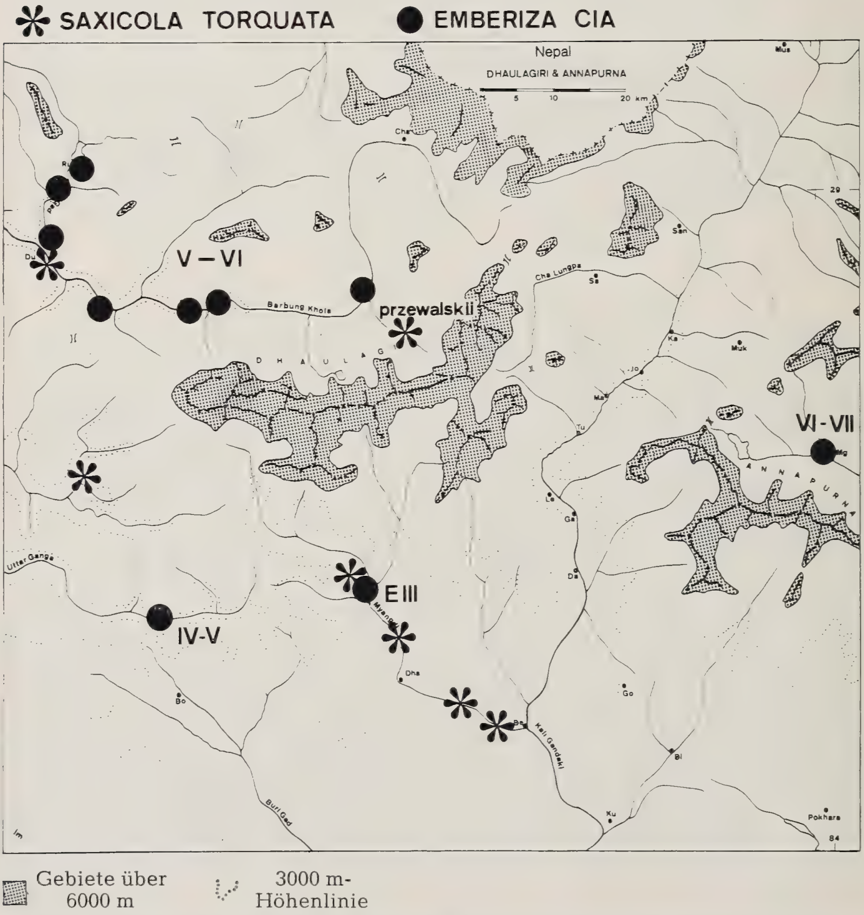

SAXICOLA TORQUATA
EMBERIZA CIA
Nepal
DHAULAGIRI & ANNAPURNA
5
10
20 km
V – VI
Barbung Khola
przewalskii
D H A U L A G
Cha Lungpa
VI - VII
A N N A P U R N A
E III
IV-V
Utter Gangā
Myangdi
Kali Gandaki
Buri Gad
Pokhara
29
84
Gebiete über 6000 m
3000 m-Höhenlinie

Abb. 5. Brutzeit-Funde von *Saxicola torquata* (*indica* und *przewalskii*) und *Emberiza cia* im Dhaulagiri-Gebiet. Römische Zahlen geben die Beobachtungs-Monate an.

nur noch wenig weiter östlich, nördlich der Annapurna, wo ihn Lowndes (1955) nicht traf, oder nördlich des Manaslu, gegeben. Dementsprechend fehlt *caeruleocephalus* in Sikkim (vgl. Ali 1962), und Ludlow & Kinnear (1937) nennen ihn nicht für Bhutan.

Saxicola torquata

(Abb. 5)

Belege aus der Brutzeit:
306 *S. t. indica:* Myangdi Khola, Muri, 2100 m, 1 ♂ 31. III. 1970.

Die Himalaya-Hauptkette trennt die Verbreitungsgebiete zweier morphologisch und ökologisch verschiedener Subspezies des Schwarzkehlchens: Nördlich der Hauptkette brütet die große und satt gefärbte sibirisch-ostasiatische *przewalskii* und in einem schmalen Streifen südlich davon die kleinere und hellere *indica*. *S. t. przewalskii* ist eine überwiegend trockenadaptierte Form, die in Ost-Tibet und West-China bis 4800 m (Schäfer 1938) und in SW-Tibet bis etwa 4700 m steigt (Ali 1946). *S. t. indica* besiedelt nur die niederen Lagen der Himalaya-Vorberge.

In Nepal: Bisher waren nur Brutfunde von der Süd abdachung bekannt, die alle *indica* zugerechnet werden. Sie reichen von den Dun-Tälern nördlich der Siwalik-Kette (etwa 300 m) bis in niedere Lagen des Mittellandes (Biswas 1961). Diesselhorst (1968) nennt Brutzeit-Daten bis 2100 m (Bikuti, O-Nepal). Ich selbst sah Schwarzkehlchen (südlich der Hauptkette) im Kali-Gandaki-Tal und bei Muri/Myangdi Khola bis 2100 m (III/IV, Beleg) sowie in 2600 m bei Emaka (6. V.).

Nördlich der Hauptkette brüten ebenfalls Schwarzkehlchen, die offensichtlich zwei verschiedenen Ökotypen angehören. Die Vertreter des einen Typs müssen zur süd-himalayanischen „Tieflands"-Form gerechnet werden und damit zu *indica*, die dem Flußsystem des Thulo Beri/Barbung Khola bis 2300 m aufwärts folgt (Dunahi, 8. VI.). Mehrere andere vorwiegend orientalisch verbreitete Arten erreichen auf diese Weise ebenfalls die paläarktischen Gebiete nördlich der Hauptkette (z. B. *Hypsipetes madagascariensis, Pycnonotus leucogenys, Treron sphenura).*

Dem zweiten Ökotyp gehörte ein weithin isoliertes Brutpaar bei Mukut (4000 m) in einem Seitental der oberen Barbung Khola an. Dieses Paar führte am 16. VI. noch nicht flügge iuv., von denen ich am nächsten Tag eins im über Nacht gefallenen 5 cm hohen Neuschnee greifen konnte. — Biotop: Steiniger flacher Hang am Dorfrand, locker bewachsen hauptsächlich mit *Salix, Rosa,* auch *Cotoneaster.*

Ich halte dieses Paar für Angehörige von *S. t. przewalskii.* Dafür sprechen die Höhe des Brutgebietes (4000 m!) und die offensichtliche Verbreitungslücke in horizontaler (etwa 50 km) wie vertikaler Hinsicht (1700 m), die die Vertreter beider Populationen (und Subspecies) im Bereich der Barbung Khola trennt. Für diese Interpretation spricht auch die Verteilung der Niederschläge (Abb. 2): Dunahi erhält noch über 1000 m Regen pro Jahr, Jomosom im Regenschatten von Dhaulagiri und Annapurna nur noch 250 mm, und im Mukut-Gebiet, das extrem abgeschirmt ist, sind es sicher noch weniger.

Erster Brutfund für *S. t. przewalskii* in Nepal. Die geographisch nächsten Brutzeit-Daten liegen weiter im NW am Manasarowar-See in S-Tibet nördlich der W-Grenze Nepals (Ali 1946; ohne Subspezies-Angabe) und viel weiter östlich zwischen Gyantse und Lhasa (Walton 1906).

Monticola solitarius

Ohne Belegmaterial.

Daten aus der Brutzeit: Barbung Khola, Pimring, 3900 m, 13. VI. 1970, 1 St. — Thakkhola, Thini, 3100 m, 19. VII. 1970, 1 St. futtertragend; zwischen Tukche und Choyro, 2650 m, 20. VII. 1970, 1 ♂ ♀ füttern fast flügge iuv.; Gobang, etwa 2550 m, 27. VI. 1970, 1 St.

Es gab bisher nur einen Hinweis auf Brutvorkommen der Blaumerle in Nepal: Lowndes (1955) sah und sammelte die Art in der Gegend von Manangbhot nördlich des Annapurna-Massivs in VI und VII. Nun liegen zwei Brutfunde vor, die ebenfalls aus der Trockenzone stammen. Die Brutpopulationen der Blaumerle dürfen innerhalb Nepals zur Brutzeit nur im Bereich der regengeschützten Nordhänge des Gebirges gesucht werden, denn die zentralasiatische Subspezies *pandoo* besitzt starke Bindungen an trockene, nur schütter bewachsene Biotope mit hoher Insolation. Im nördlichen Thakkhola, zwischen Tukche und Jomosom, ist die Blaumerle nicht selten, zur Brutzeit aber wenig auffällig.

In Thakkhola läßt sich die Präferenz für monsun-trockene Areale deutlich verfolgen: während der Brutzeit sah ich Blaumerlen südlich bis Bobang, also nur etwa 5 km nördlich jenes Bereichs, in dem der Monsun-Regen noch voll zur Wirkung kommt.

Während der Wintermonate wandern Blaumerlen weit in das nepalische Mittelland hinaus (vgl. Biswas 1961); ich selbst sah sie im März 1970 zwischen Kusma und Beni (Kali Gandaki, etwa 750 m) südlich der Hauptkette.

Paradoxornis nipalensis

(Abb. 6)

Belege:

Thakkhola, Chadziou Khola, Laubwald mit Bambus-Unterwuchs, 2600 m.

38 1 ♀ 23. X. 1969

39 1 ♂ 30. VI. 1970, T. 3,5 mm

40 1 ♀ 30. VI. 1970, vor der Eiablage.

Die Bambustimalie besitzt eine himalayanisch-indochinesische Verbreitung; Abb. 6 zeigt die westlichsten Arealpunkte. In Nepal ist die Verteilung in Zusammenhang mit der sehr spezialisierten Lebensweise dieser Art zerstreut. Sie besiedelt dicht verfilzte, nahezu undurchdringliche Bambusdickichte, und an geeigneten Stellen ist dann hohe Siedlungsdichte möglich. Großflächige Bambuswälder kommen vor allem in West-Nepal nur sehr lokal vor, da für sie die Monsunniederschläge dort wahrscheinlich bereits zu niedrig sind. Da die Bambustimalie mit ihren kurzen und runden Flügeln zudem ein schlechter Langstreckenflieger ist, scheinen die Einzelvorkommen im westlichsten Arealteils sehr zersplittert und weitgehend isoliert. Es wundert also nicht, daß die Lokalpopulationen hochgradiger subspezifischer Aufsplitterung unterliegen.

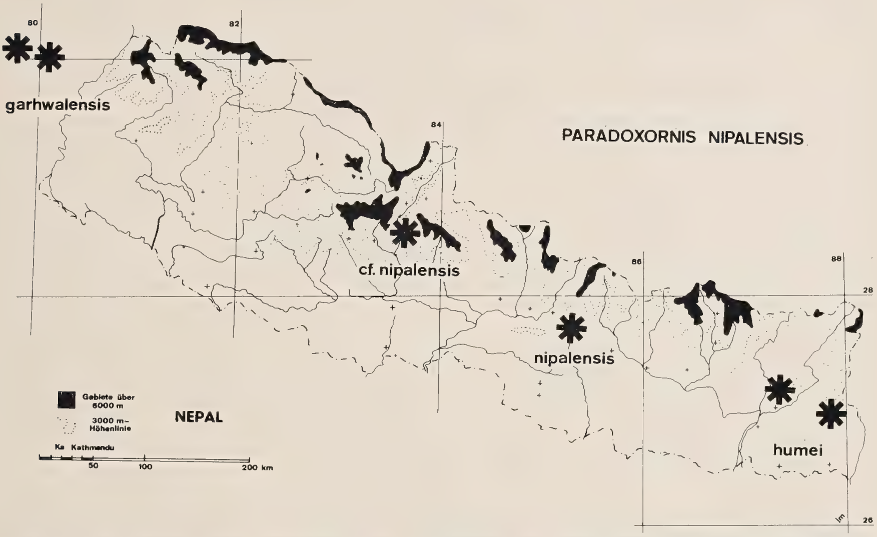


Abb. 6. Die Funde von *Paradoxornis nipalensis* im westlichen Arealteil. Der Punkt *„nipalensis“* faßt mehrere Fundorte zusammen.

Der neue Fundort liegt zwischen den Arealen der Nominatform und des *P. n. garhwalensis. Nipalensis* und *garhwalensis* sind durch Färbung von Ober- und Unterseite deutlich getrennt: die rostgelben Farbtöne der Nominatform weichen bei *garhwalensis* hellgelben (unten) bis aschgelben (oben) Abstufungen. Die Individuen aus Thakkhola sind in der Färbung intermediär, tendieren aber mehr zur Nominatform. Das gilt vor allem für die Oberseite: während bei *nipalensis* (grauer) Kopf und (rostgelber) Rücken markant voneinander getrennt sind, ist die Grenze bei den Thakkhola-Tieren weniger deutlich; sie fehlt bei *garhwalensis* ganz. Die Färbung von Ober- als auch Unterseite nimmt von West nach Ost an Intensität zu; die Grautöne treten zurück und machen rostroten Platz. Diese Farbvertiefung nach Osten entspricht einer im Himalaya vielfach belegten Regel.

Im X/XI durchstreiften die Bambustimalien in Trupps bis etwa 20 Ex. die Bambusdickichte im Unterwuchs der Laubwälder an den Steilhängen des Chadziou-Khola-Tales — durchaus vergleichbar mit *Panurus biarmicus* im Schilf. Dabei ertönen ständig Stimmfühlungsrufe, wodurch die Trupps bereits auf größere Distanz zu orten sind. Im VI/VII bemerkte ich keinen einzigen

Trupp, auch keinen Familienverband. Die Vögel lebten jetzt paarweise, und der gleichzeitige Fang von ♂ und ♀ am 30. VI. blieb die einzige Begegnung. Das ♀ stand wenige Tage vor der Eiablage.

Phylloscopus inornatus

(Abb. 7)

Ph. i. inornatus:
190 Thakkhola, Tukche, 2600 m, 1 ♂. X. 1969

Ph. i. cf. *humei:*
191—192 Kathmandu, Gartengelände, 1350 m; 4. II. und 3. III. 1970
193—197 Myangdi Khola, Muri, 2100 m, 25. III. (193—196) und 29. III. (197)
198 Dhorpatan, südl. Dhaulagiri, 3000 m, 16. IV. 1970

Ph. i. humei:
199 Gompa bei Tarakot, 3300 m, 1 ♀ 14. V. 1970 (Eiablage)
200—207 Ringmo/Phoksumdo-See, 3650 m; Waldrand, Kieferngebüsch
200 ♀ 22. V. (kurz vor der Eiablage)
201 ♂ 23. V. (Testes 2 × 3 mm)
202 ♀ 23. V. (— —)
203 ♂ 24. V. (Testes 3 × 3 mm)
204 ♂ 25. V. (Testes 4 × 4 mm)
205 ♀ 28. V. (Eiablage)
206 ♀ 30. V. (Eiablage)
207 ♂ 3. VI. (Testes 3 × 4 mm).

Das große west- und nordasiatische Areal des Gelbrauenlaubsängers entsendet einen schmalen Keil in den westlichen Himalaya. Dort soll sich die östliche Grenze in Garhwal (Ripley 1961) oder sogar noch weiter östlich in Kumaon (Vaurie 1959) befinden, also nahe der West-Grenze Nepals. Die ersten nun vorliegenden Brutfunde in Nepal bedeuten eine Arealerweiterung um etwa 300 km nach Osten entlang der Himalaya-Hauptkette. Hier sind die Brutplätze ganz offensichtlich auf die Trockengebiete nördlich der Hauptkette beschränkt; jeglicher Bruthinweis fehlt für die monsunfeuchte Südseite im nepalischen Himalaya als auch in weiter östlichen Gebirgsteilen.

Die beiden durch brutaktive Individuen belegten Nistorte bei Tarakot und am Phoksumdo-See bestanden aus lockeren Koniferenwaldrändern *(Pinus, Picea, Juniperus,* auch *Betula) in* 3300 bis 3700 m Höhe. Der Siedlungsdruck war vor allem am Phoksumdo-See besonders groß, wo vom 22. V. bis 3. VI. die acht vorliegenden und einige weitere Individuen in drei ortsfesten Japannetzen gefangen wurden. *Inornatus* fehlte am Phoksumdo-See in 3900 bis 4000 m in lockerem Birkenwald und in *Salix*-Dickichten, wo *Ph. trochiloides* noch und *Ph. affinis* besonders häufig vorkamen.

Die Populationen des Himalaya-Areals des Gelbrauenlaubsängers werden zu *Ph. i. humei* gezählt. Die Nepal-Brutvögel stimmen mit solchen aus dem NW-Himalaya (Kashmir, Punjab) weitgehend überein und sind auch untereinander in Färbung von Ober- und Unterseite einheitlich.

Als Wintergäste verbringen große Populationen von *Ph. inornatus* den Winter südlich des Himalaya, und in den Himalaya-Vorbergen ist diese Art dann der häufigste Laubsänger. Diese Gäste werden ebenfalls als *humei* angesehen (z. B. von Ali 1962, Biswas 1962, Ripley 1961, Diesselhorst 1968), und offensichtlich gehören Nr. 191—198 der vorstehenden Serie zu dieser Winterpopulation (gesammelt in II—IV). Alle acht Individuen besaßen völlig regressive Gonaden. Sie sangen nicht und traten in lockeren Trupps auf, verhielten sich also typisch wie Wintergäste bzw. Durchzügler.

Es besteht indes eine auffällige Farbdifferenz zwischen den Dhaulagiri-Brutvögeln (aus V—VI) und diesen Wintergästen (aus II—IV): Brutvögel unterseits schwach gelblich mit einem leichten Grünschimmer vor allem an der Brust; Kopfplatte, Nacken und Rücken einheitlich oliv. Wintergäste dagegen ohne Grün- oder gar Gelbanflug, sondern Brust grau mit leichter Olivtönung, Bauchpartien weißlich: Kopf und Nacken grau, vom olivgrünen Rücken abgesetzt. — Diese Unterschiede fallen bereits an Einzeltieren auf und sind in der Serie besonders deutlich. — Die Herkunft dieser Gäste muß vorerst offen bleiben.

Ein Einzelvogel (190; aus X) ist unterseits auffällig grün überflogen; er gehört zur Nominatform (Diesselhorst det.).

Leptopoecile sophiae

Ohne Belegmaterial.

Daten: Ringmo am Phoksumdo-See, 3600 m, 6. VI. 1970, 3—4 St. in niedrigem Gestrüpp südlich des Sees. — Barbung Khola, Tarang, 3600 m, 14. VI. 1970, 1 St. im Tempelhain; 15. VI. 5 St. im Trupp in Dorfnähe, 1 ♂ ♀ füttern sich.

Vom Buschhähnchen liegen bisher Winternachweise aus Thakkhola vor, alle nördlich der Hauptkette. Fleming sr. sammelte 1 ♂ in XII 1949 bei Jomosom (Fleming & Traylor 1957) und Fleming jr. (1969) fand sie 14 Jahre später in derselben Gegend häufig.

Da nun Sichtbeobachtungen im Sommer gelangen, besteht dringender Brutverdacht für die Trockenzone nördlich des Dhaulagiri. Darauf weist auch das sich fütternde Paar bei Tarang (15. VI.) hin. Auftreten in Trupps spricht nicht dagegen, denn Neufeldt (1970) berichtet über kleine Verbände noch während der Brutzeit (V.) im Tien Shan.

Cephalopyrus flammiceps

Ohne Belegmaterial.

Daten: Myangdi Khola, Muri, 2100 m, 2 St. 26. III. 1970.

Obwohl Nepal angeblich im Bereich des Brutareals liegt, existiert nur ein nicht näher lokalisierter Nachweis aus dem vergangenen Jahrhundert (vgl. Biswas 1963 p: 9).

Die beiden Vögel bei Muri hielten sich im Gebüsch eines trockenen und lichten Rhododendron-Waldes auf; ein Bruthinweis besteht nicht.

Certhia

C. himalayana

414 Dhorpatan, Uttar-Ganga-Ebene, 2950 m, 1 ♀ 20. IV. 1970; G: —
415 Ringmo/Phoksumdo-See, 3650 m, 1 ♀ 25. V. 1970; Ovar: 2,5 mm

C. discolor

416 Thakkhola, Chadziou-Khola, 2600 m, 23. X. 1969
417 Thakkhola, Thaksang, 1 ♂, 25. XI. 1969
418 Dhorpatan, Uttar-Ganga-Ebene, 2950 m, 1 ♂ 23. IV. 1970; T: 7 mm

C. nipalensis

419 Dhorpatan, Rhododendron-Waldrand, 3400 m, 1 ♀ auf Nest gegriffen, 4. V. 1970.

Von den vier in (West-)Nepal nachgewiesenen Arten fand ich die oben angeführten.

Horizontal-Verbreitung: *C. himalayana* wurde bisher im äußersten Westen Nepals und nur in den Wintermonaten gesammelt; Brutnachweise fehlen (vgl. Biswas 1963, p: 9; Fleming & Traylor 1961). Zur Brutzeit (IV, V, VI) kommt *himalayana* sowohl nördlich (Phoksumdo-See, Barbung Khola) als auch südlich (Dhorpatan) der Hauptkette spärlich, aber offenbar regelmäßig in hochstämmigem Nadelwald vor *(Abies, Picea, Pinus, Juniperus indica, Cupressus torulosa).* Zu dieser Zeit war auch der Gesang oft zu hören. Das ♀ von Ringmo fing ich zusammen mit einem weiteren Stück, offenbar dem angepaarten ♂.

Diese Nachweise schieben die Grenze des Brutareals mindestens um 300 km ostwärts. Trotzdem ist aber kaum daran zu zweifeln, daß im zentralen Himalaya tatsächlich eine beträchtliche Verbreitungslücke zwischen der westlichen Form *himalayana* (östlich nun bis West-Nepal, etwa 83° E) und der östlichen *yunnanensis* (westlich in Nord-Yunnan bis 98° E) besteht. Auch im Winter wurde *himalayana* in Nepal niemals östlich des Dhaulagiri nachgewiesen.

Eine solche auffällige Verbreitungslücke unterschiedlicher Größe besteht im zentralen Himalaya auch bei *Parus rufonuchalis* und *Sitta leucopsis.* In allen drei Fällen sind die Vertreter der West- und Ost-Areale deutlich morphologisch und bei *Parus rufonuchalis* auch ökologisch verschieden.

C. discolor erreicht im Nepal-Himalaya seine Verbreitungs-Westgrenze. Der bisher westlichste Fund liegt noch westlich des Karnali-Knies (Badamachli; Rand & Fleming 1957), stammt aber aus XII. Der April-Fängling (Dhorpatan) ist nach dem Gonadenbefund als Brutvogel anzusehen. Dhorpatan liegt nicht so weit westlich wie Badamachli.

C. nipalensis überschreitet die Grenze Nepals offenbar ebenfalls nicht nach Westen; der westlichste Fund (Jai Prithi Nagar; Fleming & Traylor 1961) liegt noch westlich des Karnali, datiert aber aus X. Dhorpatan ist der bisher westlichste Brutfund.

Vertikal-Verbreitung: Diesselhorst (1968) machte nach seinen Befunden glaubhaft, daß die in Ost-Nepal siedelnden Arten *familiaris, dis-*

color und *nipalensis* während der Brutzeit vertikal scharf getrennt seien und in dieser Reihenfolge Zonen von den paläarktischen Subalpin-Wäldern zu den subtropischen immergrünen Bergwäldern einnähmen. So würden diese habituell sehr ähnlichen Arten interspezifische Konkurrenz vermeiden.

Nach meinen Sommerdaten (und etwas unterschiedlicher Spezies-Verteilung) trifft das im Dhaulagiri-Gebiet jedoch nicht zu. In Dhorpatan fand ich *himalayana, discolor* und *nipalensis* in IV und V zwischen 2950 und 3400 m, wobei Brut für *C. nipalensis* durch Nestfund belegt ist und Gesang *(himalayana)* sowie Gonadenzustand *(discolor)* die beiden anderen Arten ebenfalls als Brutvögel auswiesen. *C. himalayana* und *C. discolor* lebten in hochstämmigem, N-exponiertem und lichtarmem *Abies-* und *Pinus*-Wald, der auf steiler Blockhalde stand und an eine Bachaue grenzte (2950 m). Auf feine ökologische Präferenzen beider Arten konnte nicht geachtet werden, da die Syntopie im Felde nicht bemerkt wurde.

Dagegen war der Biotop von *nipalensis* — ebenfalls im Dhorpatan-Tal — auffällig verschieden: Südexponierter, durch Brandrodung sehr lichter Wald aus *Rhododendron campanulatum,* im Vormonsun (IV, V) warm und trocken. Das Nest (3400 m) stand nur 50 cm über dem Boden hinter einem morschen Stammstück eines *Rhododendron*-Baumes, 4 Eier; Unterbau aus *Rhododendron*-Rinde, Stückchen morschen Holzes, Federn und einigen Tierhaaren.

Die Entfernung zum *himalayana/discolor*-Brutplatz betrug etwa 4—5 km, der Höhenunterschied 450 m. — Dieses *nipalensis*-Gebiet wurde nur während des Durchmarsches besucht; Einzelheiten der dortigen *Certhia*-Verbreitung sind also nicht bekannt.

Diese ökologischen Daten für *nipalensis* (Waldformation, Höhenlage, Brutzeit) stimmen mit den Angaben von Diesselhorst (1968) für O-Nepal (Ting Sang La und Todung) völlig überein.

Cinclus cinclus

(Abb. 7)

Ohne Belegmaterial.

Daten: Quellgebiet der Barbung Khola, zwischen den Pässen Parung La und Sangda La, 21. VI. 1970: Thajang Khola, 4700 m, 1 und 2 St.; Nablung Sumar Khola, zwischen 4700 und 4800 m, mehrfach einzelne.

Nachweise der Wasseramsel lagen aus Nepal bisher nicht vor. Sie waren indes zu erwarten, da *cinclus* sowohl im NW-Himalaya als Brutvogel vorkommt als auch aus Sikkim seit langem bekannt ist. Im Himalaya-System besiedelt die Wasseramsel offenbar ausschließlich die regenarmen N-Flanken der Hauptkette, und das trifft auch für dieses erste nepalische Brutgebiet zu. Es liegt an einigen Bächen im Quellgebiet der Barbung Khola zwischen 4700 und 4800 m.

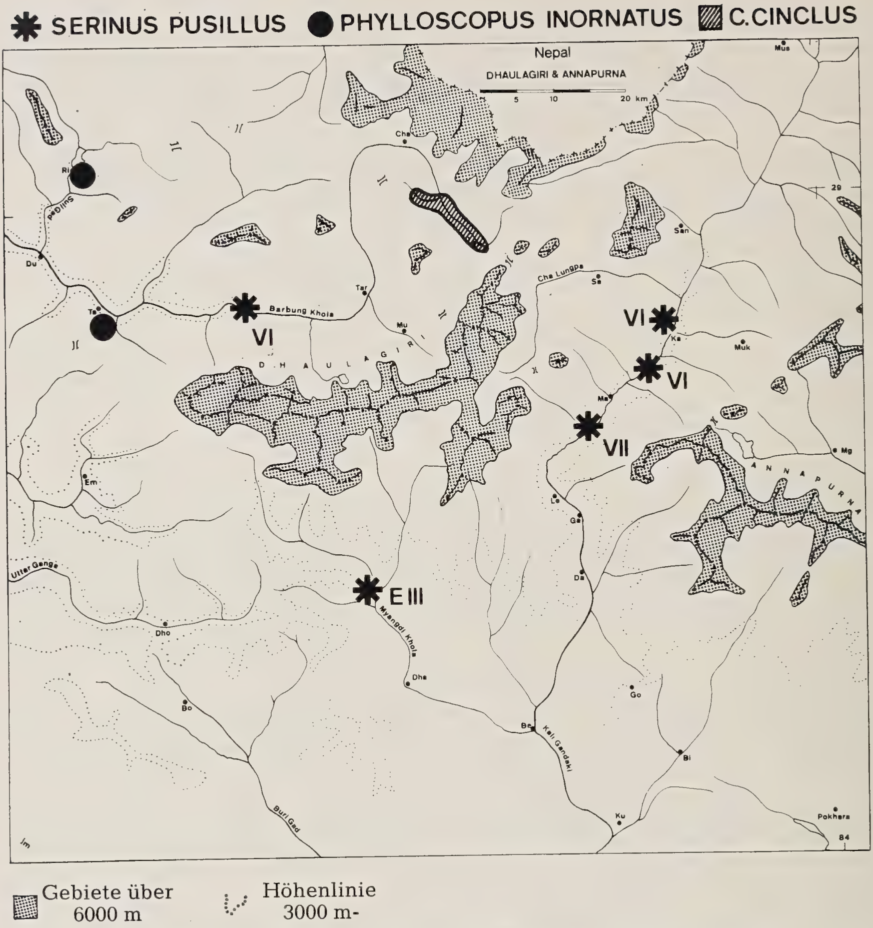

✱ SERINUS PUSILLUS
● PHYLLOSCOPUS INORNATUS
▨ C.CINCLUS
Nepal
DHAULAGIRI & ANNAPURNA
5
10
20 km
Barbung Khola
VI
DHAULAGIRI
Cha Lungpa
VI
VI
VII
ANNAPURNA
E III
Myangdi Khola
Kali Gandaki
Uttar Ganga
Buri Gad
Pokhara
Gebiete über 6000 m
Höhenlinie 3000 m-

Abb. 7. Brutzeit-Funde von *Serinus pusillus, Phylloscopus inornatus* und *Cinclus cinclus* im Dhaulagiri-Gebiet. Römische Zahlen geben die Beobachtungsmonate an.

Durch diese Präferenz scheint zumindest im zentralen Himalaya eine klare Gliederung der Brutgebiete von *C. cinclus* und *C. pallasii* zu entstehen: *C. pallasii* lebt auf der Südflanke, von den Hügeln des Vorlandes (300 m, II; Rand & Fleming 1957) bis in die arktischen Regionen der Hauptkette (fast 5000 m, VII—VIII; Diesselhorst 1968), und er vermag auch in die klimatisch nicht zu extremen Gebiete nördlich der Hauptkette einzudringen (3600 m, V/VI; Ringmo/Phoksumdo-See).

C. cinclus siedelt dagegen nur auf der Nordflanke: in Sikkim zwischen 12 300 und 15 700 ft (etwa 3800 und 4800 m, Monate ?; Ali 1962); Ripley nennt für die Himalaya-Form *C. c. cashmirensis* Höhen zwischen 11 000 und

16 000 ft (etwa 3400—4900 m) während der Sommermonate und betont ihr Vorkommen hauptsächlich auf der Nordseite des Gebirges.

Im generell viel regenärmeren NW-Himalaya, wo *C. cinclus* auch in niederen Lagen brütet, können beide Arten nebeneinander vorkommen, obwohl dort die Hauptareale beider Arten ebenfalls vertikal gestaffelt sind (Bates & Lowther 1952).

Serinus pusillus

(Abb. 7)

Ohne Belegmaterial.

Daten: Südlicher Dhaulagiri; Muri, Myangdi Khola, 2100 m, vom 28.—31. III. 1970 an drei Tagen Trupps aus 10 bis etwa 25 St.

Nördlicher Dhaulagiri: Barbung Khola, Kakkot, 3100—3200 m, Trupp von etwa 10 St., 12. VI. 1970.

Östlicher Dhaulagiri: Thakkhola; 23. VI. 1970, rechte Seite des Kali Gandaki-Tales über Kagbeni, 3300 m, 2 St. — 24. VI. Ortsrand von Jomosom, 2800 m, 2 St. — 5. VII. zwischen Choyro und Tukche, 2650 m, 2 St. — 10.—20. VII. Tukche, 2600 m, mehrfach 2—4 St.

Die vorstehenden Daten beziehen sich auf die ersten Funde des Rotstirngirlitzes in Nepal und zugleich auf die östlichsten des Gesamtareals. Als östlichste Arealvorposten galten bisher „Kashmir to Ladak und Lahul" (Vaurie 1959) und noch weiter vorgeschoben „Simla hills east to Garhwal" (Ripley 1961). Ali (1946) fand Rotstirngirlitze südlich des Manasarowar-Sees, also nördlich des westlichsten Nepal.

Ein Brutnachweis gelang mir nicht, und da Belegstücke fehlen, steht auch kein Gonadenbefund zur Verfügung. Trotzdem betrachte ich die Individuen aus VI und VII als lokale Brutvögel. Sie hielten sich einzeln oder zu zweit in offenem mit lockerem Gebüsch bestandenen Gelände auf und waren recht vertraut. Am nördlichen Dorfrand von Tukche suchten regelmäßig einige auf steinigem Ödland nach Nahrung und waren „auf Anhieb" zu finden.

S. pusillus soll erst spät im Jahr brüten, in VII und VIII. Meinertzhagen (1927) fand in Ladakh ein Nest mit zwei frischen Eiern am 14. VII. Die Nepal-Daten gliedern sich einem solchen Zyklus leicht ein. Die Trupps aus III (Muri) betreffen sicher Wintergäste, und selbst die 10 Vögel aus M VI (Kakkot) hatten offenbar noch keine Reviere bezogen. Alle späteren Daten aus E VI und VII (Thakkhola) betreffen aber Einzelvögel oder Paare, die nur als Brutvögel gelten können.

Offensichtlich ist der Rotstirngirlitz in seinem östlichsten Arealteil auf die Trockengebiete nördlich der Hauptkette beschränkt. Große Wanderungen führt er nicht aus und erreicht die Ebene südlich der Himalaya-Vorberge nur ausnahmsweise (Ripley 1961).

Carduelis carduelis

Ohne Belegmaterial.

Daten: Thakkhola: Nabrikot, 2750 m, 9. XI. 1969, 2 St., davon 1 immat. mit beginnender Umfärbung des Kopfes. — Choyro nördl. Tukche, 2650 m, 5. VII. 1970, Trupp von etwa 30 St. — Thaksang, 3200 m, 7. VII. 1970, 2 St.

Das eurasiatische Areal des Stieglitzes besitzt einen Ausläufer im NW-Himalaya, der sich bis in die Trockengebiete des nepalischen Gebirgsanteiles erstreckt. Lowndes (1955) fand Stieglitze häufig im Gebiet von Manang nördlich der Annapurna-Kette und lieferte damit die ersten Daten und zugleich Bruthinweise für Nepal weit östlich der bisher bekannten Ostgrenze in Kumaon. Die Nachweise vor allem aus Thakkhola (VII, XI), dem äußersten W-Nepal (Dandeldhura Dist., IV; Fleming & Traylor 1968) und am Manasarowar-See in S-Tibet (VII; Ali 1946) schließen die Lücke zwischen Kumaon und der Annapurna.

Auch von dieser Art werden im östlichsten Arealteil wohl weniger Gebirgsbiotope besiedelt (Nachweise zwischen 2750 und 4100 m während der Brutzeit) als vor allem Trockenzonen.

Carpodacus vinaceus

488 Thakkhola, Chadziou-Khola, 2600 m, 1 rotes ♂, 3. XI. 1969.

Der Fang dieses Karmingimpels bedeutet den ersten Nachweis auf dem indischen Subkontinent und bestätigt zugleich eine unbelegte Beobachtung von Meinertzhagen (1927) bei Naini Tal wenig jenseits der Westgrenze Nepals. Ripley (1961) nennt die Art nicht.

Während meines Aufenthaltes im Urwald-Gebiet der Chadziou-Khola (22. X.—4. XI. 1969; Abb. 3) waren nahezu täglich einige der tief weinroten Karmingimpel zu sehen. Zwei rote ♂, von denen eines entkam, wurden im Netz gefangen.

Der Fundort ist ein ursprünglicher Laub-Mischwald auf sehr steilem nord-exponierten Hang mit *Juglans, Quercus, Acer, Rhododendron, Pinus* etc. Das Unterholz bildet ein nahezu undurchdringliches Dickicht aus *Arundinaria*-Bambus. Das Tal liegt wenig südlich der Hauptkette und somit in vollem Monsuneinfluß.

Das Belegstück steht in der Endphase der Großgefieder-Mauser:
Hand: H 1 bis 7 neu, 8 fertig mit Spulenresten, 9 w 3/4
Schwanz: 1 bis 3 neu, 4 fertig mit Spulenresten, 5 w 4/5, 6 w 3/4.

Die bisher bekannten Brutgebiete von *vinaceus* liegen in SW-China (Sikang, Szechuan, Shensi, Kansu; Nominatform) und in den Gebirgen der Insel Formosa *(formosanus)*. Im Herbst führt die Nominatform Vertikalwanderungen aus und überwintert in dichtbewaldeten Dschungeltälern und Vorgebirgen um 1200 m. Sie brütet in mittleren Höhenlagen von 2500 bis 3500 m unterhalb der paläarktischen Nadelwaldzone (Schäfer 1938, für Ost-Tibet). Wandernde Stücke wurden südwärts bis Zentral-Burma gefunden.

Das gehäufte Auftreten in X/XI etwa 1500 km westlich des bekannten Brut- und Zuggebietes der Nominatform ist auffällig und ungewöhnlich. Es gibt zwei Erklärungsmöglichkeiten.

1. Es handelt sich um winterliche Zuzügler aus dem Osten. — Dagegen spricht, daß *vinaceus* im allgemeinen nur Vertikalwanderungen ausführt und nur gelegentlich nach Süden verstreicht. Auch das häufige Vorkommen in einer im Gebiet seltenen Waldformation stützt diese Ansicht nicht. Der unter den Karmingimpeln als Fernwanderer bekannte *C. erythrinus* mausert das Großgefieder erst nach Ankuft im Winterquartier (Stresemann & Stresemann 1966), doch darf das nicht auf den wanderunlustigen *C. vinaceus* übertragen werden.

2. Es handelt sich um Vertreter einer lokalen Brutpopulation. — Ich halte diese Möglichkeit für die wahrscheinlichere; denn im Fanggebiet kommen einige sehr spezialisierte Arten himalayanisch-orientalischer Herkunft vor, die im Ost-Himalaya und den dort angrenzenden Gebirgen weit verbreitet sind. Sie kommen in Nepal nur lokal vor und überschreiten die Westgrenze des Landes nicht oder nur geringfügig: *Paradoxornis nipalensis* und *Conostoma aemodium.*

Eine Nachsuche an derselben Stelle in E VI/A VII 1970 blieb bei *C. vinaceus* und *Conostoma aemodium* erfolglos. Angesichts des nahezu undurchdringlichen, sehr schwer begehbaren Bambusdschungels verwundert das nicht.

Emberiza cia

(Abb. 5)

In Nepal findet der südöstliche Arealzweig der Zippammer, der sich von Afghanistan und dem Pamir entlang des Himalaya erstreckt, seine östliche Begrenzung. Das sind die am weitesten nach Osten vorgeschobenen *cia*-Vorkommen überhaupt — soweit man die Formen der *godlewskii*-Gruppe als eigene Art ansieht (Mauersberger & Portenko 1971, Mauersberger 1972). Die Nepal-Zippammern haben mit der *godlewskii*-Gruppe nichts zu tun, sondern gehören zur westlichen *cia*-Gruppe. Somit bleibt *E. godlewskii* im folgenden unberücksichtigt.

Die wenigen Belege aus Nepal sammelten Lowndes (1955) im Annapurna-Massiv (Abb. 5) in VI und VII und Fleming (Rand & Fleming 1957) im westlich anschließenden Thakkhola in XI und XII. Rand & Fleming deuteten ihre farblich variable Winterserie als *stracheyi* (das sind alle Brutvögel des Himalaya) und *par* (westlich anschließend in Afghanistan und Turkestan mit Tien Shan und Pamir), also aus ansässigen und zugezogenen Vögeln. Die Brutvogel-Serie vom Dhaulagiri ist überraschend hell und kurzflügelig. Das erfordert erneute Betrachtung der Zippammern des Himalaya.[1]

---

[1] Den ersten Hinweis auf die Eigenständigkeit der Nepal-Zippammern verdanke ich Herrn Dr. G. Diesselhorst.

Emberiza cia flemingorum **n. ssp.**

Material aus der Brutzeit:

Dhorpatan, 3000 m
577 ♂ 3. V. 1970, Testes 5 × 5 mm, Flügel 82 mm, B[1]) = 17,3, p[1]) = 0.54

Gompa bei Tarakot, 3300 m
578 ♀ 13. V. 1970, Ooc. 2 mm, Fl. 76 mm, B = 19,9; p = 0.48
579 ♂ 13. V. 1970, T. 4 × 3 mm, Fl. 82 mm, B = 18,9; p = 0.54

Ringmo am Phoksumdo See, 3650 m
580 ♀ 24. V. 1970, T. —, Fl. 75 mm, B = 20,3; p = 0.53
581 ♂ 29. V. 1970, T. 4 × 3 mm, Fl. 82 mm, B = 18,4; p = 0.52
582 ♂ 29. V. 1970, T. 4 × 3 mm, Fl. 81 mm, B = 18,3; p = 0.52
583 ♂ 3. VI. 1970, T. —, Fl. 79 mm, B = 18,2; p = 0.51

obere Barbung Khola, Tarang, 3600 m
584 ♀ 14. VI. 1970, Ooc. 4 mm, Fl. 72 mm, B = 19,5; p = 0.51
585 ♀ 14. VI. 1970, Ooc. —, Fl. 73 mm, B = 24,0; p = 0.46

Als Holotypus gilt Nr. 585, alle anderen sind Paratypen. Zum Vergleich standen weitere 43 Ex. zur Verfügung, die fast ausschließlich in den Brutmonaten gesammelt wurden, darunter 5 Vögel der Typenserie von *E. c. stracheyi.* — *Par:* Afghanistan (weitere Umgebung von Kabul) 11 ♂ 8 ♀, Nepal 1 ♂ — *stracheyi:* Kashmir 6 ♂ 4 ♀, Ladakh 1 ♂ 2 ♀, Punjab (mit Simla und Dharamsala) 3 ♂, Kumaon 3 ♂ 3 ♀, Nepal 1 ♀.

Diagnose: Die asiatische Zippammer-Subspezies mit den kleinsten Flügelmaßen und mit relativ heller Gesamtfärbung; sie umfaßt die östlichsten bisher bekannten Populationen. — Benannt nach Dres. R. L. Fleming sen. und jun., die sich um die Kenntnis der Vögel des Nepal-Himalaya Verdienste erworben haben; zugleich als Dank für viele Hilfen in Nepal.

Beschreibung und Vergleich: Die Flügellänge der Zippammer variiert klinal. Sie nimmt von den europäischen zu den asiatischen Populationen zu und erreicht die größten Durchschnittswerte in Iran und Turkestan. Auffälligerweise kehrt sich der Trend in Afghanistan um: Von dort entlang des Himalaya bis nach Nepal werden die Flügelmaße kontinuierlich geringer und sind dort noch kleiner als in Europa. Die Extreme von *flemingorum* überschneiden sich mit *stracheyi* nur geringfügig, die $\bar{x}$-Werte sind weit getrennt (vgl. Tab. 1).

Die Färbung variiert ebenfalls klinal: Von SO-Europa über Kleinasien, den Kaukasus, Iran und Turkestan wird die Gesamtfärbung heller und im nordöstlichen Arealfinger — im südlichen russischen Altai — ist die Farbintensität am geringsten (Vaurie 1959). Auch diese Merkmalsprogression kehrt sich im Pamir und in NO-Afghanistan um. Die Populationen des südöstlichen Arealausläufers — *stracheyi* — sind wesentlich dunkler als etwa

---

[1]) B (Helligkeit) und p (Sättigung) werden im Abschnitt „Färbung" (S. 117/8) erklärt.

Tabelle 1: Flügelmaße von *Emberiza cia* nach Vaurie (1959) und eigenen Messungen. — n = Anzahl, $\bar{x}$ = arithmetisches Mittel.

		eigene Messung			Vaurie 1959			eigene Messung		
Subspezies	Lokalität	n	♂	$\bar{x}$/♂	n	♂	$\bar{x}$/♂	n	♀	$\bar{x}$/♀
cia	Europa				10	79—86	82,5			
prageri	Kaukasus				5	85—90	88,5			
par	Iran				10	85—92	89			
par	Turkestan				5	86—91	88,5			
par	NE-Afghanistan	10	80—89	85,4	10	84—88	84+	8	76—82	78,3
stracheyi	Kashmir	7	82—86	84,4	5	84—88	86	3	77—78	77,7
stracheyi	Ladakh	1	84	84,0				1	77	77,0
stracheyi	Punjab	3	83—85	84,0	10	83—90	85			
stracheyi	Kumaon	1	82	82,0						
flemingorum	W-Nepal	5	79—82	81,5				4	72—76	74,0

par, was besonders an Vögeln aus Kashmir auffällt. Dieser Klin zunehmender Farbintensität kehrt sich im zentralen Himalaya indes nochmals um, und die Zippammern im nepalischen Dhaulagiri-Gebiet — *flemingorum* — sind fast so hell wie afghanische *par*.

Diese Unterschiede lassen sich mit Spektralphotometern auch objektiv darstellen. Durch Messung einer bestimmten Körperpartie mit drei verschiedenen Filtern ergeben sich drei Zahlenwerte. Sie erlauben die Errechnung der Helligkeit (= Leuchtdichte B), der Sättigung (= Farbdichte p) und der Wellenlänge λ, die jede Farbe exakt charakterisieren[1]. Als gut meßbare Stelle wurde die Bauchseite gewählt. Sie ist gleichmäßig gefärbt und ungemustert. Alle 29 gemessenen Individuen stammen aus den Brutmonaten; die Serie enthält keine Jungtiere.

In der Helligkeit (B; Tab. 2) des Rumpfgefieders entspricht *flemingorum* etwa *par* aus der weiteren Umgebung von Kabul. Beide sind deutlich heller als *stracheyi* aus dem NW-Himalaya von Kashmir östlich bis Simla. Der Farbton des Rückens ist bei *stracheyi* vom Nacken bis zum Bürzel kräftig rostig, besonders auffallend auf Bürzel und Oberschwanzdecken. *Flemingorum* weist den fast gleichen Farbton auf, doch ist der Rücken fahler; *par* ist dort noch heller und nur bei einzelnen Individuen ist der Bürzel noch als (hell-)rostfarben zu bezeichnen. Bei afghanischen *par* ist die Rückenstreifung nicht tief schwarz wie bei *stracheyi* und *flemingorum*, sondern dunkelbraun. — Die Unterseite der ♀ ist heller als die der ♂; bei *flemingorum* überschneiden sich die B-Werte beider Geschlechter nicht.

Die gelbbraunen Farbtöne der Unterseite werden von Phäomelaninen gebildet, deren farbtongleiche Wellenlänge fast ausschließlich zwischen 580 und 585 nm liegt (Lubnow & Niethammer 1964). Dem entsprechen auch die

---

[1] Meßverfahren und Berechnung sind beschrieben bei Lubnow & Niethammer (Verh. deutsch. Zool. Ges., Zool. Anz. Suppl. 27: 646—663, 1964), Kniprath (Bonner Zool. Beitr. 18: 297—307, 1967; und J. Orn. 108: 1—46, 1967).

Zippammern: *flemingorum* 580—584 (582_{9}), *par* 580—584 (582_{8}), *stracheyi* 580—590 (584_{12}). Die einzelnen Gruppen sind also erwartungsgemäß nicht verschieden.

Ausdruck der „Buntheit" einer Farbe ist die Farbdichte p. Unbunt hat die Sättigung 0, die Spektralfarben 100. Die Unterschiede in der Farbdichte der drei Gruppen sind unwesentlich; die p-Werte lauten:

par (Afghanistan): n = 8, p = 0.43—0.52; $\bar{x}$ = 0,49
stracheyi (Kashmir): n = 12, p = 0.49—0.60; $\bar{x}$ = 0,53
flemingorum (Nepal): n = 9, p = 0.46—0.54; $\bar{x}$ = 0,51

Verbreitung im Himalaya

Das Areal von *flemingorum* ist nach jetziger Kenntnis sehr klein: Es umfaßt das Dhaulagiri-Massiv und gewiß auch die Annapurna-Kette wenig weiter östlich (Lowndes 1955). Die westliche Begrenzung ist noch nicht zu übersehen, liegt aber wahrscheinlich innerhalb Nepals. Der Locus typicus von *stracheyi* ist Kumaon, also unmittelbar westlich von Nepal. Zippammern aus Kumaon gehören schon zu den intensiv rostfarbenen Populationen *(stracheyi),* wie ein ♂ vom Lipu-Lekh-Paß zeigt, dem Flügelmaß (82 mm) nach aber eher zu *flemingorum.* Drei Altvögel der von Strachey gesammelten Typenserie sind unterseits ebenfalls dunkler als die Dhaulagiri-Vögel. Für einen eingehenderen Vergleich eignen sie sich indes nicht, da ihr Gefieder extrem abgerieben ist. In den Tabellen sind sie nicht berücksichtigt. Zwei ♂ (weiter westlich) von Simla entsprechen im Flügel *stracheyi* (85 und 83 mm), in der Färbung das eine *stracheyi* (85, B unbekannt), das andere *flemingorum* (83, B = 17,9). — Nach jetziger Kenntnis wird man die Verteilung wahrscheinlich so sehen müssen: Locus typicus von *stracheyi,* Kumaon, liegt im Übergangsgebiet beider Formen. Die dunkleren und langflügeligeren bzw. helleren und kurzflügeligeren Populationen schließen westlich und östlich an.

Durch die helle und kurzflügelige *flemingorum* des zentralen Himalaya erweist sich die Variabilität der Zippammer in Asien als weiter kompliziert. Während die Größenreduktion von Afghanistan entlang des Himalaya kontinuierlich verläuft, ändert sich die Färbung von hell über dunkel wieder zu hell. Das überrascht um so mehr, als sich im Himalaya generell die Tendenz verfolgen läßt (vgl. *Paradoxornis nipalensis*), daß die W-Populationen heller gefärbt sind als die östlichen (Niederschläge!). Die Variabilität der Zippammer scheint dem zu widersprechen. Es ist jedoch zu beachten, daß *cia* in ihrem östlichsten Arealteil die ausgesprochen trockene, monsungeschützte nordseitige Gebirgsabdachung bevorzugt und die feuchte Südseite weitgehend meidet (Abb. 5). Somit leben die Zippammern des feuchten zentralen Himalaya dennoch in ganzjährig sehr trockenen Biotopen. Wahrscheinlich nicht zufällig ist das einzige Belegstück von der Südseite relativ dunkel (Nr. 577, ♂, B = 17,3), und das hellste stammt von der oberen Barbung Khola vom Gebiet des extremen Regenschattens nördlich des Dhaulagiri (Nr. 585, ♀, B = 24,0). Die *stracheyi*-Populationen, die westlich anschließen, leben auch südlich der Hauptkette in durchaus feuchteren Gebirgsteilen und sind erwartungsgemäß dunkler. Daß diese Faktoren allein zur Erklärung aber nicht ausreichen, belegt die Tatsache, daß die *stracheyi*-Populationen N-Kashmirs, die in trockenen Gebieten (ohne Monsun) leben, dennoch dunkel gefärbt sind (vgl. Tab. 2).

Tabelle 2: Helligkeits-Werte (B) der Bauchseite von *Emberiza cia.* — Der Unterschied zwischen *stracheyi* und *flemingorum* (Spalte „♂ und ♀") ist signifikant ($p < 0,01$; t-Test). — s = Standartabweichung, sonst wie Tab. 1.

	♂				♀				♂ und ♀			
Subspezies	n	B	$\bar{x}$	s	n	B	$\bar{x}$	s	n	B	$\bar{x}$	s
par (Afghanistan)	7	15,6—23,3	18,9	2,84	1	23,3	—	—	8	15,6—23,3	19,5	3,03
stracheyi (W-Himalaya)	8	12,6—18,8	15,4	2,05	4	16,5—21,2	18,8	2,19	12	12,6—21,2	16,5	2,62
flemingorum (Nepal)	5	17,3—18,4	18,1	0,41	4	19,5—24,0	20,9	1,9	9	17,3—24,0	19,3	1,93

Vorkommen in Nepal: Ich selbst sah Zippammern im gesamten Dhaulagiri-Gebiet, und nur von der Ost-Flanke (Thakkhola) fehlen — sicher zufällig — Daten aus der Brutzeit. In offenem, mit schütterem Buschwerk bestandenem Gelände nördlich der Hauptkette war *cia* häufig und ein offensichtlich weitverbreiteter Brutvogel. Ob die einzelnen in E III (Südseite, Myangdi Khola, 2100 m) bereits am Brutplatz waren, ist unsicher, bestimmt waren es aber jene von Dhorpatan (3000 m). Daten, die mit Sicherheit Brutvögel betreffen, stammen aus 3000 bis 4000 m. — In Thakkhola (Kali-Gandaki-Tal) ist *cia* ein häufiger Wintergast. In X—XII sah ich sie dort fast täglich in Trupps bis 20 St. Bereits Fleming sen. (Rand & Fleming 1957) sammelte sie hier im Winter, und Fleming jun. (1969) bestätigte diese Gastrolle. Von den Belegstücken Flemings gehört wahrscheinlich nur 1 ♂ (Fl. 81 mm) zu *flemingorum*; die übrigen Maße liegen mit 86, 86, 87 (♂) und 77, 81, 83 (♀) für diese Form viel zu hoch und deuten auf nordwestliche Wintergäste. Nr. 576 (♀, Fl. 80, Thakkhola/Tukche, 16. X. 1969) ist von afghanischen *par* aus derselben Jahreszeit nicht zu unterscheiden. Der östlichste (Winter-)Fund überhaupt gelang im Seti-Tal bei Pokhara, wo D. Proud (unpubl.) 1 ♂ am 24. XI. 1953 (1600 m) sammelte. Mit Fl. 82 mm und dunkler Unterseite gehört es in den Übergangsbereich von *stracheyi* und *flemingorum.*

E. godlewskii, die unmittelbar nördlich der Hauptkette im Everest-Gebiet brütet, ist auch als Gast bisher nicht in Nepal gefunden worden. Sie ist ihrem tibetischen Brutgebiet entsprechend offenbar streng trockenadaptiert und meidet die feuchte S-Flanke des Gebirges völlig. Sollten die

Areale von *cia* und *godlewskii* im zentralen Himalaya einander berühren, dann nur auf der trockenen tibetischen Seite, wo die ökologischen Gegebenheiten wohl für beide Arten günstig sind.

Zusammenfassung

1. Im Nepal-Himalaya finden hauptsächlich zwei Gruppen paläarktischer Vögel ihre Verbreitungsgrenzen:

1.1. Überwiegend zentralasiatische, trocken- und höhenadaptierte Arten, die den Himalaya-Hauptkamm nicht (oder fast nicht) nach Süden überschreiten. — Aus dieser Gruppe werden für den nepalischen Gebirgsteil erste Brutnachweise oder Hinweise gegeben für: *Anas platyrhynchos, Columba rupestris, Phoenicurus ochruros, Saxicola torquata przewalskii, Leptopoecile sophiae, Cinclus cinclus.*

1.2. Eurasiatische, waldbewohnende Arten, die das Himalaya-System von Westen her besiedelten und im zentralen Teil ihre Ost-Grenze erreichen. — Östlichste Brutfunde (z. T. die ersten in Nepal) werden mitgeteilt für: *Phoenicurus caeruleocephalus, Phylloscopus inornatus, Certhia himalayana, Serinus pusillus, Carduelis carduelis, Emberiza cia* in der neu beschriebenen Rasse *E. c. flemingorum.*

2. Zahlreiche orientalisch-himalayanische Arten erreichen im zentralen Himalaya ihre West-Grenze. — Westlichste Brutfunde liegen vor für *Certhia discolor, C. nipalensis,* innerhalb Nepals für *Paradoxornis nipalensis.*

Als bestimmende Faktoren der Arealgrenzen werden die Niederschlagsmengen und davon abhängig die Verteilung der Waldformationen angesehen.

Summary

Breeding Distribution of Palearctic Birds in the Nepal Himalayas:

1. Mainly two groups of palearctic birds reach the limits of their range in the Nepal Himalayas.

1.1. Mainly central Asiatic species adapted to dry climate and high altitude which do not occur on the southern slopes during breeding season. — To this group belong *Anas platyrhynchos, Columba rupestris, Phoenicurus ochruros, Saxicola torquata przewalskii, Leptopoecile sophiae* and *Cinclus cinclus,* for which first breeding records or hints are published for Nepal.

1.2. Species that are widely distributed in Eurasia and immigrated into the Himalayan range from the West and reached their Eastern limit in the central part of the Himalayas. — Easternmost breeding records or hints (some first records for Nepal) are given for *Phoenicurus caeruleocephalus, Phylloscopus inornatus, Certhia himalayana, Serinus pusillus, Carduelis carduelis, Emberiza cia,* of which a new subspecies, *E. c. flemingorum,* is described.

2. Many species with mainly Oriental and Himalayan distribution also reach their Western limit in the Central Himalayas. Westernmost breeding records are communicated for *Certhia discolor, C. nipalensis* and, within Nepal, for *Paradoxornis nipalensis.* Amount of precipitation and depending distribution of forest types are regarded as the most important factors limiting the ranges of birds in the Himalayas.

Literatur

Ali, S. (1946): An ornithological Pilgrimage to Lake Manasarowar and Mount Kailas. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 47: 286—308.

— (1962): The Birds of Sikkim. — Oxford University Press.

Bates, R. S. P., & E. H. N. Lowther (1952): Breeding birds of Kashmir. — Oxford University Press. (347—348).

Biswas, B. (1960—1963): The Birds of Nepal. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. — part 1: 57: 278—308; part 5: 58: 653—677; part 7: 59: 405—429; part 9: 60: 173 bis 200.

Diesselhorst, G. (1968): Beiträge zur Ökologie der Vögel Zentral- und Ost-Nepals. — Khumbu Himal, 2: 1—417.

Dobremez, J. F., & C. Jest (1970): Carte écologique de la region Annapurna-Dhaulagiri (Nepal). — 1: 250 000; Grenoble, Paris.

Fleming, R. L. (1969): Birds of Thakkhola, North Nepal. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 66: 132—139.

Fleming, R. L., sr., & M. A. Traylor (1961): Notes on Nepal Birds. — Fieldiana, Zoology, 35 (8): 443—487.

Lowndes, D. G. (1955): Some Birds from North-Western Nepal. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 53: 29—37.

Ludlow, F. (1928): Birds of the Gyantse Neighbourhood, Southern Tibet. — Ibis, (12) 3: 644—659, (12) 4: 51—73, 211—232.

Ludlow, F., & N. B. Kinnear (1937): The Birds of Bhutan and adjacent Territories of Sikkim and Tibet. — Ibis, (14) 1: 1—46, 249—293, 467—504.

Maclaren, P. I. R. (1948): Notes on the Birds of the Gyantse Road, Southern Tibet. — Ibis, 90: 199—205.

Martens, J. (1971): Zur Kenntnis des Vogelzuges im nepalischen Himalaya. — Vogelwarte, 26: 113—128.

Mauersberger, G. (1972): Über den taxonomischen Rang von *Emberiza godlewskii* Taczanowski. — J. Orn., 113: 53—59.

Mauersberger, G., & L. A. Portenko (1971): *Emberiza cia L.* und *Emberiza godlewskii* Taczanowski, in: Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel. 3. Lieferung. Berlin.

Meinertzhagen, R. (1927): Systematic results of Birds collected at high altitudes in Ladak and Sikkim. — Ibis, (12) 3: 363—422, 571—633.

Meteorological Service, H. M. G. Nepal; Climatological Records of Nepal 1966. Kathmandu 1968.

Nakao, S. (1964): Living Himalayan Flowers. — Mainichi Newspapers, Tokyo.

Neufeldt, J. A. (1970): Das Buschhähnchen. — Falke, 17: 148—157, 194—198.

Rand, A. L., & R. L. Fleming (1957): Birds from Nepal. — Fieldiana, Zoology, 41 (1): 1—218.

Ripley, S. D. (1961): A Synopsis of the Birds of India and Pakistan. — Bombay Nat. Hist. Soc.

Stresemann, E., & V. Stresemann (1966): Die Mauser der Vögel. — J. Orn., 107: 36 (Sonderheft).

Vaurie, Ch. (1959): The Birds of the Palearctic Fauna — Passeriformes. — London.

Walton, H. J. (1906): On the Birds of Southern Tibet. — Ibis, (8) 6: 57—84, 225—256.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Martens, Institut für Allgemeine Zoologie der Universität Mainz, 65 Mainz, Saarstr. 21.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Schneider
Arbeitsgruppe Verhaltensforschung
Leitung: Doz. Dr. H.-M. Zippelius)

Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen

Von

BERNHARD VERBEEK, Bonn

Inhalt

Seite
Einleitung ... 122
Material und Methoden ... 123
Beschreibung des Verhaltens ... 125
  Agonistisches Verhalten ... 125
  Paarungsverhalten ... 127
  Sozialverhalten und Ökologie ... 130
Analyse des Verhaltens ... 134
  Methodik zur Analyse ... 134
  Imponieren ... 136
  Beschwichtigen ... 141
  Paarungsverhalten ... 144
  Paarungsnachspiel ... 146
Diskussion ... 147
Zusammenfassung ... 148
Summary ... 149
Literatur ... 150

Einleitung

Bereits Whitman (1898, zit. nach Lorenz 1939) wies darauf hin, daß sowohl Organe als auch Instinkte unter dem Gesichtspunkt phyletischer Abstammung zu erforschen seien. Die Instinkthandlung erwies sich dabei sogar als ein Merkmal besonderer phylogenetischer Konstanz (Lorenz 1939). Wenn auch letzteres heute nicht mehr unbestritten ist (Wickler 1967), so wird doch allgemein anerkannt, daß Verhaltensweisen ebenso von Mutation und Selektion geformt werden wie morphologische Merkmale. In diesem Zusammenhang kann die Bearbeitung von Reptilien — einer Tierklasse, aus der sich sowohl die Vögel als auch die Säuger herleiten — allgemeines Interesse gewinnen. Die vorliegende Arbeit soll dazu einen kleinen Beitrag liefern, wobei sie sich bewußt auf den Vergleich der Verhaltensweisen von *Lacerta*-Arten beschränkt.

Abgesehen von einzelnen Publikationen älteren Datums, die gegebenenfalls an entsprechender Stelle berücksichtigt werden, liefert Kramer (1937) erstmals eine genauere Bearbeitung des Sozialverhaltens der „Grünen Mauereidechsen" *L. melisel-*

lensis und *L. sicula*. Kitzler (1941) befaßt sich mit dem Paarungs- und Sozialverhalten von Zaun- und Smaragdeidechsen (*L. agilis* und *L. viridis*), sowie dem von *L. strigata maior*. Diese Autorin stellt bei einigen Verhaltensweisen bereits Betrachtungen über deren stammesgeschichtliche Herleitung an. Eine jüngere Untersuchung stammt von H. Weber (1957); darin werden *L. viridis, L. lepida* und *L. muralis* ethologisch behandelt, letztere Art auch im Freiland.

In der hier vorliegenden Arbeit sei eine umfassende Analyse der Ausdrucksbewegungen von *Lacerta sicula, L. melisellensis, L. hispanica* und *L. vivipara* versucht. Im einzelnen werden analysiert:

1. die stammesgeschichtlichen Wurzeln dieser Ausdrucksbewegungen,
2. ihre Motivation,
3. ihre Beziehungen zur Ökologie der jeweiligen Arten.

Mein Dank gilt allen, die zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben.

Namentlich genannt seien Frau Dr. Zippelius, die die Anregung zu dieser Arbeit gab, sowie Professor Danneel und sein Nachfolger Professor Schneider, die mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellten. Die hilfsbereite Mitarbeit von Dr. Buschinger aus dem Institut für Angewandte Zoologie ermöglichte die Markierung von Eidechsen mit Radioisotopen. Für anregende Diskussionen und Ratschläge danke ich auch Dr. Gruber (Museum und Forschungsinstitut Alexander Koenig) und meinen Kondoktoranden Mitze und Mücke.

Das Staatliche Forstamt Kottenforst gestattete mir großzügig das Arbeiten in einem eingezäunten Gelände.

Während der Untersuchungen in Jugoslawien, bei denen mich das Ehepaar Drüwa begleitete, zeigte sich das Biologische Institut in Rovinj (Istrien) behilflich.

Dem Land NRW schließlich verdanke ich ein Promotionsstipendium und damit die Möglichkeit des kontinuierlichen Arbeitens an der Dissertation.

Material und Methoden

Die Eidechsen wurden im Labor in Glasterrarien gehalten, deren Länge 50 bis 100 cm und deren Breite 25 bis 40 cm betrug. Zur Abdeckung diente Fliegendraht. Auf dem Boden lagen einige Zentimeter Sand, dem zur Deckung des Kalkhaushaltes Muschelgranulat beigemischt war; die Eidechsen nehmen dieses als Magensteine auf. Alle Behälter enthielten Unterschlupfmöglichkeiten in Form von Steinen, manche einen kleinen Grasbüschel. Gelegentlich — besonders häufig bei *L. vivipara* — wurde das Terrarium benetzt. *L. vivipara* gedieh recht gut, nachdem das auf einem besonnten Fensterplatz stehende Terrarium ständig mit einem feinen Preßluftstrahl durchlüftet wurde. Jedes Terrarium enthielt mindestens eine 5 bis 8 cm über dem Boden hängende 40-Watt-Glühbirne als Licht- und Wärmequelle, die täglich 13 Stunden brannte.

Alle Eidechsen bekamen als Hauptfutter Mehlwürmer, die zuvor mit frischen Pflanzen gefüttert worden waren, selten andere Kleintiere. Die Jungtiere wurden zu einem erheblichen Teil mit *Drosophila* aufgezogen. Von Zeit zu Zeit wurden die angebotenen Futtertiere mit einem Multivitaminpräparat beträufelt. Als Ersatz für die fehlende Sonne bot ich gelegentlich UV-Bestrahlung mit einer handelsüblichen Höhensonne. Über die Notwendigkeit dieser Maßnahme bestehen allerdings Zweifel; einige Eidechsen halte ich seit Jahren bei vitaminreicher Kost ohne UV-Licht.

Da die Tiere unmittelbar nach dem Umsetzen in ein anderes Terrarium meist sehr verschreckt sind, wurden die für etliche Versuche vorher isolierten Tiere durch Entfernen eines Trennschiebers zusammengeführt, was in der Regel ohne Beunruhigung der Tiere möglich war. Es standen je nach Bedarf durchsichtige Glas- oder undurchsichtige Kunststoffschieber zur Verfügung.

Bei Freilandbeobachtungen habe ich die Eidechsen mit Farbpunkten individuell gekennzeichnet, um eine schnelle und sichere Identifizierung zu gewährleisten. Eine lückenlose Überwachung einzelner Tiere war dennoch nicht möglich.

Entscheidend weiter führte hier die in Zusammenarbeit mit A. Buschinger eingesetzte Radioisotopenmarkierung. Einzelheiten und Literatur findet man zu diesem Verfahren bei Buschinger und Verbeek 1970. Abweichend zu dem dort beschriebenen Gerät stand in der letzten Saison (1970) ein sehr viel empfindlicherer Szintillationsdetektor zur Verfügung (Berthold Ratemeter-Scaler LB 1821 mit der Sonde SZ 25/25 D), der die mit Tantal-182 (ca. 100 μC) markierte Eidechse aus fast 4 m Entfernung durch einen deutlichen Anstieg der Zählrate anzeigte. Die Strahlungsquelle, die der Eidechse unter die Rückenhaut gepflanzt wurde, war in Platin eingeschlossen und maß 2,5 mm in der Länge und 0,8 mm im Durchmesser. Die Bergeidechsen wurden durch das implantierte Ta überhaupt nicht und durch das Aufspüren mit der auf einen Stab montierten Sonde wegen ihrer geringen Fluchtdistanz nur selten gestört. Da der Beobachter sich nach jeder Ortung zurückzog, wurden der Eidechse stets alle Richtungen wieder freigegeben. Die schriftlichen Aufzeichnungen wurden durch Fotos ergänzt. In beschränktem Umfang konnten auch Filmaufnahmen zur Bewegungsanalyse herangezogen werden.

Das Material von *Lacerta vivipara* stammte ausschließlich aus der Umgebung von Bonn.

Die Exemplare von *L. sicula* kamen aus Istrien (Jugoslawien), meist von kleinen Inseln.

Leider war die Herkunft der einzelnen Tiere nicht in allen Fällen bekannt. Die auf der Insel Trumbuja gefangenen Tiere zeigten im Verhalten quantitative Unterschiede zu den aus der Gegend von Rovinj stammenden Eidechsen. Es ist zu vermuten, daß bei gründlicher Überprüfung aller Subspecies einer Mauereidechsenart ähnliche Verhaltensunterschiede aufzufinden wären, wie sie Ferguson (1970) bei *Uta stansburiana* fand.

Mertens (1946) weist auf auffällige Unterschiede bezüglich der Aggressivität bei verschiedenen Populationen der Art *L. muralis* hin.

Die wenigen Exemplare (5), die mir von *L. melisellensis* zur Verfügung standen, waren — ebenso wie die Versuchstiere Kramers — in der Gegend von Rovinj (Istrien) gefangen worden.

Das Material von *L. hispanica,* einer nahen Verwandten von *L. muralis,* stammte aus einem Pyrenäenausläufer bei Banyuls (Frankreich)[1].

Beschreibung des Verhaltens

Agonistisches Verhalten

Wenn ein Männchen der hier untersuchten Mauereidechsen[2]) einem anderen begegnet, kann es

1. imponieren. Dieser Ausdrucksbewegung folgt sehr oft ein tätlicher Angriff.
2. beschwichtigen. Dieser Bewegung folgt gewöhnlich rasche Flucht. In den meisten Fällen flieht ein inferiores Männchen, sobald es ein überlegenes sieht, also ohne vorher die Beschwichtigungsreaktion gezeigt zu haben.

Beide Verhaltensweisen — Imponieren und Beschwichtigen — werden im folgenden kurz beschrieben, wobei aufschlußreiche Sonderfälle zunächst unberücksichtigt bleiben, da sie erst in der Analyse (S. 134) an entsprechender Stelle behandelt werden sollen.

Imponieren

Das Imponieren sieht bei den verschiedenen Lacerta-Arten ähnlich aus. Ich möchte hier die sehr plastische Schilderung von Kramer (1937), die sich auf *L. melisellensis* bezieht, übernehmen: „Die imponierende Eidechse richtet sich auf den steil gestellten Vorderbeinen auf, neigt die Schnauze zu Boden,

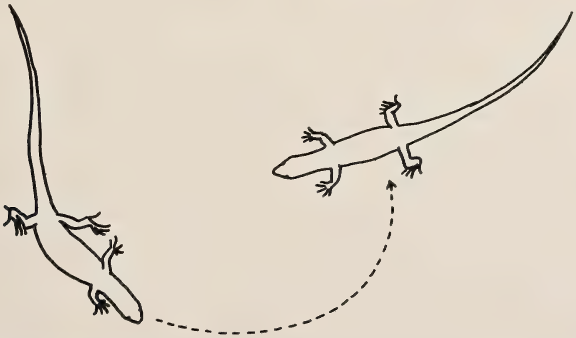


Abb. 1. Die imponierende Grüne Mauereidechse (*L. sicula*) zeigt dem Animponierten die Breitseite und schreitet im Bogen auf diesen zu.

---

[1] Herrn Dr. Knoepffler, der diese Art erstmalig für Frankreich meldet (Evrard et Knoepffler, im Druck), danke ich für die Bestimmung.

[2]) Mit Mauereidechsen werden hier und im folgenden, ohne damit viel über die feinsystematische Stellung aussagen zu wollen, *L. hispanica* und die „grünen Mauereidechsen" *L. sicula* und *L. melisellensis* der systematisch abweichenden Bergeidechse *L. vivipara* gegenübergestellt.

so daß die Haltung eines beigezäumten Pferdes entsteht, bläht die Kehle auf und flacht den ganzen Rumpf, besonders im Brustabschnitt, seitlich ab, so daß der Querschnitt schmal und hoch, die Seitenansicht breit wird. In dieser Haltung wird im ausgeprägten Fall langsam, etwas ruckweise auf den Gegner bzw. den Partner zugeschritten. Dies geschieht nicht auf kürzestem Wege, sondern in gekrümmter Bahn, wobei der Imponierende etwa auf die Flanke des Angegangenen trifft, falls dieser am Ort geblieben ist. Beim Schreiten wird die Körperachse nicht in Fortbewegungsrichtung gehalten, sondern sie weicht kopfseits etwas nach außen ab. Diese Art der Annäherung bewirkt, daß dem Angegangenen die Breitseite gezeigt wird." Kramers Beschreibung gilt in gleicher Weise auch für *L. sicula.* Die Orientierung zum Partner ist in Abb. 1 skizziert (vgl. auch Abb. 3 a, e, k). Junge, aber fast ausgewachsene und begattungsbereite *L.-hispanica*-Männchen ließen die Breitseitsorientierung stets vermissen; ältere zeigen sie manchmal sehr ausgeprägt. Bei *L. vivipara* sah ich die Breitseitsstellung noch nie in eindeutiger Form. *L. melisellensis* neigt noch stärker als *L. sicula* (vgl. Abb. 6 Mitte rechts) dazu, die Körpermitte sehr hoch zu wölben. Bei *L. agilis* (Leydig 1872) und bei *L. viridis* (Weber 1957) kann dieses Rückenwölben in besonderen Situationen bis zum „Katzenbuckel" gesteigert werden. Auch *L. vivipara* wölbt oft den Rücken hoch; insgesamt ist hier aber die Imponierhaltung durch die schwache Kehlwölbung und das weniger scharfe Abwinkeln des Kopfes lange nicht so ausdrucksvoll wie bei den anderen genannten Eidechsen.

Beschwichtigen

Kam das Imponieren vorwiegend den Männchen zu, so wird das Beschwichtigen gewöhnlich von Weibchen gezeigt.

Zum Beschwichtigen dienen drei Bewegungselemente, die bei den einzelnen Arten einen sehr verschiedenen Anteil im Gesamtausdruck einnehmen; sie können gleichzeitig oder auch einzeln auftreten: Kopfnicken, Treteln und Schwanzzittern.

Kramer, der den Ausdruck „Treteln" geprägt hat, beschreibt das Beschwichtigen der grünen Mauereidechsen wie folgt: „Die tretelnde Eidechse richtet ihren Kopf wie eine Kompaßnadel auf die herannahende und bewegt ihn schnell ruckweise auf und ab³). Gleichzeitig schlagen die Vordergliedmaßen in schnellem Takt auf den Boden."

Hinzu kommt bei allen Arten ein Schwanzzittern rascher Frequenz. Besonders bei Männchen tritt statt dessen oft eine wellenförmige Schwanzbewegung auf. Bisweilen ist auch nur ein Zucken zu registrieren.

Das rasche Nicken ist bei *L. sicula* der wichtigste Anteil der Beschwichtigungsgebärde; das Treteln fällt hier sehr oft weg. Ähnlich verhält sich

---

³) Nach meinen Beobachtungen tritt zu der vertikalen Kopfbewegung auch noch eine horizontale (Abb. 2).

L. melisellensis, wohingegen *L. hispanica* eher das Kopfnicken ausfallen läßt als das Treteln. Bei *L. vivipara* ist schließlich das Treteln bei weitem die wichtigste Komponente des Beschwichtigens.

Wie beim Imponieren, so nehmen auch beim Beschwichtigen die grünen Mauereidechsen eine bestimmte Orientierung zum Partner ein: sie richten den Kopf gewöhnlich auf ihn. Die beiden anderen Arten lassen eine solche Ausrichtung meist vermissen.

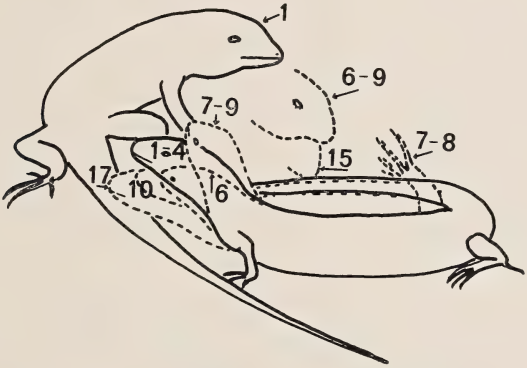


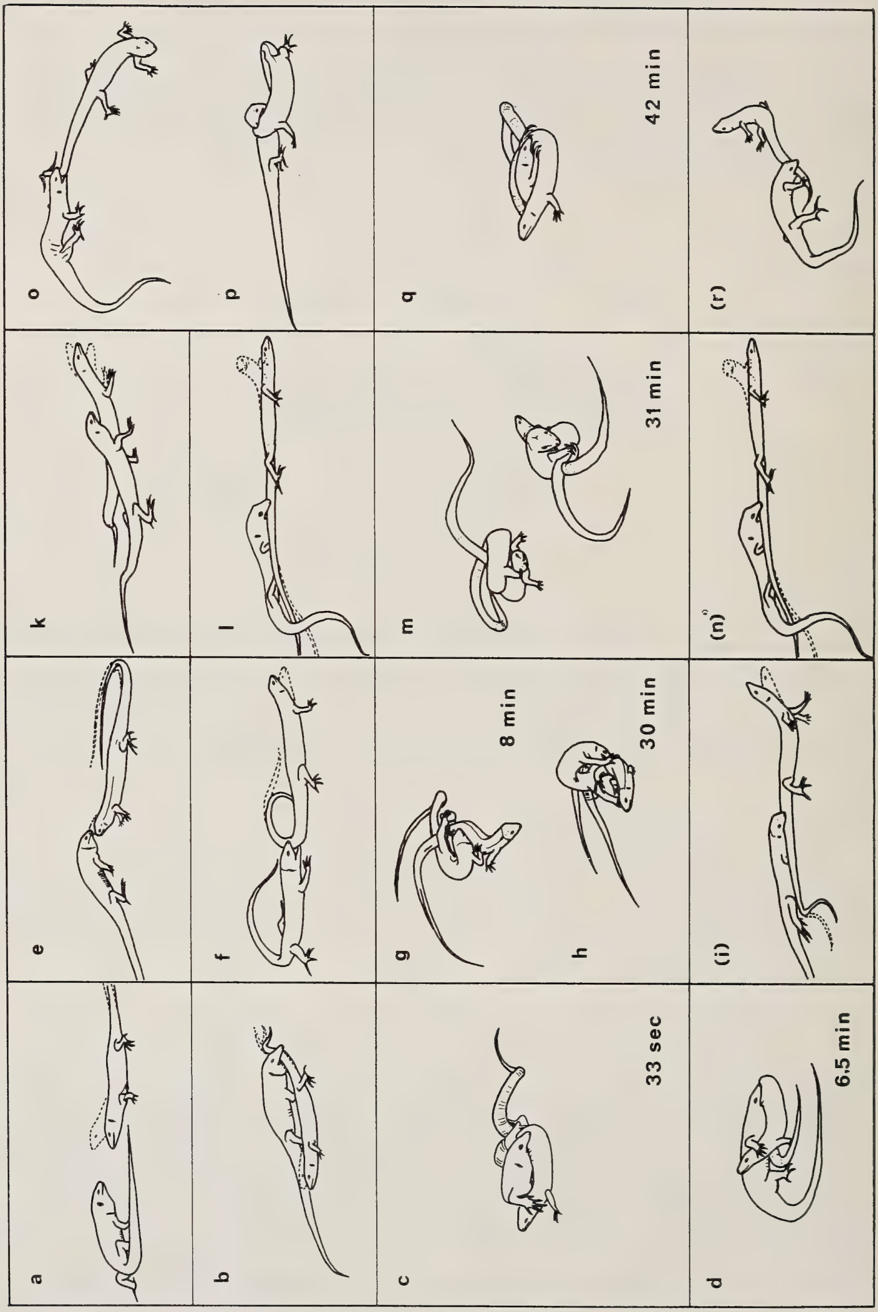
Abb. 2. Kopfnicken und Abwehrbewegungen eines nicht sehr paarungsbereiten *L.-sicula*-Weibchens (vorn im Bild) nach einer Filmaufzeichnung (24 Bilder/sec.). Die Zahlen bezeichnen die laufenden Bildnummern. Aus Gründen der Überschaubarkeit sind beim Männchen (hinten im Bild) die Bilder 2 bis 5, 10 bis 14 sowie 16 und 17 ausgelassen. Beim Weibchen fehlen die Bilder 5 und 11 bis 16. Diese müßten jeweils kontinuierlich zwischen dem vorausgehenden und dem anschließenden Bild eingezeichnet sein, bzw. sich an die letztangeführte Nr. anschließen.

Paarungsverhalten

Das Imponier- und Beschwichtigungsverhalten spielt bei der Paarung der meisten Eidechsen eine erhebliche Rolle. Der Begattung der hier behandelten Mauereidechsen geht ein Vorspiel voraus, das jene beiden Verhaltensweisen als Elemente enthält.

Lacerta sicula

Das Männchen schreitet breitseits imponierend meist im Bogen auf das Weibchen zu (Abb. 1). Dieses beantwortet die Annäherung mit eifrigem Kopfnicken, wobei der Kopf gewöhnlich auf den des Partners gerichtet ist (Abb. 3 a). Manchmal tretelt es zusätzlich und zittert mit dem Schwanz. Das Männchen, das sich inzwischen dem Schwanz des Weibchens genähert hat, ergreift diesen (häufig zunächst nur symbolisch, d. h. es öffnet zwar das Maul, packt aber gar nicht zu). Jetzt zeigt das Weibchen in der Regel Schwanzzittern (Abb. 3 b). An dieser Stelle reißt die Handlungskette sehr oft ab, kann sich aber gleich darauf wiederholen. Wird sie weitergeführt, so rutscht das Männchen mit seinem Kiefergriff ruckweise in Richtung Schwanzwurzel, bis es, was manchmal eine gewisse Schwierigkeit darstellt, über die Hinterbeine hinweggreifen und den bei Lacerten üblichen Flankenbiß anbringen kann. Das Weibchen nickt währenddessen mit dem Kopf und wendet ihn dabei oft


L. sicula
L. melisellensis
L. hispanica
L. vivipara
a
b
c
33 sec
d
6,5 min
e
f
g
8 min
h
30 min
(i)
k
l
m
31 min
(n)
o
p
q
42 min
(r)

dem Männchen zu. Wenn es nicht paarungswillig ist, beißt es das Männchen ab. Zwischen Nicken und Beißen gibt es alle Übergangsstufen: z. B. das Weibchen trommelt mit der Schnauze gegen den Hals des Männchens, ohne aber zu beißen. Mit dem zum Männchen gewandten Hinterbein wehrt ein wenig paarungsbereites Weibchen dieses zusätzlich ab (Abb. 2). Hat nun das Männchen den Flankenbiß erreicht, so kommt es unverzüglich zur Kopula: Es schiebt seine Kloake unter die des Weibchens, das die Schwanzwurzel angehoben hat, und greift dabei mit der dem Weibchen zugewandten Hinterextremität über dessen Rücken (Abb. 3 c). Die Kopula dauerte in 14 mit genauen Zeitangaben protokollierten Fällen 23 bis 55 sec. (Mittel 33).

Nach der Begattung geht das Paar gewöhnlich noch nicht auseinander (in 14 von 18 beobachteten Fällen), sondern das Männchen hält das Weibchen noch eine Weile im Flankengriff fest (Abb. 3 d), und zwar bei den aus der Umgebung von Rovinj stammenden Eidechsen 4 bis 9 min. (Mittel 6,5; n = 7) und bei den auf Trumbuja gefangenen Tieren 10 bis 22 min. (Mittel 15,5; n = 5). In Anbetracht des erheblichen Unterschiedes in der Dauer des Paarungsnachspiels erscheint es trotz der geringen Zahl von Beobachtungen angebracht, die von Trumbuja stammenden Eidechsen gesondert anzuführen. Manchmal trägt das Männchen während des Nachspiels das völlig passive Weibchen durch das Revier. Schließlich läßt es das Weibchen los, das sich dann gewöhnlich ohne Hast entfernt. Bisweilen löst das Männchen den Flankengriff auf Zappeln des Weibchens hin. Bei einigen Paarungen, die ohne Nachspiel endeten, sind Störungen als Ursache für den Wegfall wahrscheinlich.

Lacerta melisellensis

Ganz entsprechend beginnt auch bei *L. melisellensis* die Paarung mit Imponieren des Männchens und Beschwichtigen durch das Weibchen (Abb. 3 e). Das Männchen kann dann das Weibchen in aggressiv anmutender Weise in Kopf oder Nacken beißen. Meistens aber greift das Männchen zunächst den zitternden bis schlängelnden Schwanz des Weibchens (Abb. 3 f); hier reißt — wie bei *L. sicula* — die Handlungskette oft ab. Wenn es zur Paarung kommt, lagert das Männchen seinen Kiefergriff nach vorn, bis es die Flanke erreicht hat, biegt sein Rumpfende unter das des Weibchens und führt soweit genau wie *L. sicula* die Begattung aus (Abb. 3 g). Die so eingenommene Stellung dauert hier aber erheblich länger (7 bis 9 min.). Dann stemmt sich das Männchen in der in Abb. 3 h wiedergegebenen Weise hoch, eine Position, die bis zu 33 Minuten eingehalten wurde. Nachdem die Genitalverbindung gelöst ist, läßt das Männchen die Flanke des Weibchens sofort los. Es kommt vor, daß es das Weibchen anschließend verfolgt und z. B. am Schwanz festhält (Abb. 3 i). Leider stand mir zur Paarungszeit nur ein Männchen dieser Art zur Verfügung; es verhielt sich während der 3 beobachteten Paarungen mit verschiedenen Weibchen stets in der beschriebenen Weise.

Ob Figur h, die in der Literatur m. W. nirgends erwähnt ist, für *L. melisellensis* die Regel ist, muß vorläufig offenbleiben[4]). Kramer gibt als Paarungsdauer wenige Minuten bis $^1/_4$ h an, was mit dem Verhalten der von mir beobachteten Tiere nicht übereinstimmt.

---

[4]) Bei *L. viridis* konnte ich einmal die gleiche Haltung beobachten, als das Weibchen sehr unruhig wurde.

Abb. 3. Synoptische Darstellung des Paarungsverlaufs bei den einzelnen hier untersuchten *Lacerta*-Arten. Das Männchen ist in der oberen Bildreihe stets links. Die Zeitangaben sind Mittelwerte aus meinen Beobachtungen. Die Figurenbezeichnung von Handlungen, die leicht ausfallen können, sind in ( ) gesetzt. Für das Paarungsnachspiel von *L. hispanica* (Fig. (n)) wurde Fig. 1 zugrunde gelegt, da kein entsprechendes fotografisches Dokument vorlag; das Nachspiel ist aber von diesem Stadium des Vorspiels nicht zu unterscheiden. Alle anderen Figuren sind nach Fotos oder Filmbildern aus entsprechenden Situationen gezeichnet. Die Figuren o und p sind als Alternativen aufzufassen.

Lacerta hispanica

Bei *L. hispanica* war eine deutliche Breitseitsorientierung des Männchens vor dem Weibchen als Paarungseinleitung nicht festzustellen. Die Paarung beginnt auch bei dieser Art allgemein mit Imponieren des Männchens (Abb. 3 k) und anschließendem Schwanzbiß (Abb. 3 l). Das Weibchen kann beschwichtigen, unterläßt dies aber nach den vorliegenden Beobachtungen auf dem Höhepunkt der Paarungsbereitschaft. Bekommt nun das Männchen in der schon bei den grünen Mauereidechsen beschriebenen Weise das Weibchen in der Flanke zu fassen, beginnt die Kopula (Abb. 3 m) (Dauer 5,5 bis 59 min.; Mittel 31 min.; n = 9. 2 weitere Fälle, in denen die Paarung wahrscheinlich durch äußere Umstände abgebrochen wurde, sind bei den Zeitangaben nicht berücksichtigt). In einem Falle lag zwischen zwei Paarungen ein Zeitraum von nur 3 min. Normalerweise wehrt das Weibchen unmittelbar nach einer Paarung weitere Begattungsversuche (Abb. 3 n) mit Erfolg ab.

Ein Vergleich mit der bezüglich des Paarungsverhaltens bereits untersuchten *L. muralis* könnte von taxonomischem Interesse sein. Allerdings müßte für endgültige Aussagen noch mehr Individuen verschiedenster Populationen geprüft werden. Weber (1957), der L. muralis aus dem Tessin bearbeitet hat, gibt als Paarungsdauer 30 sec. (!) an. Sehr auffällig ist bei *L. hispanica*, daß sich das kopulierende Männchen mit den Vorderbeinen meist krampfartig festklammert (Abb. 3 m), was mir von keiner anderen Art bekannt ist. Weber weist bei *L. muralis* ausdrücklich darauf hin, daß die Männchen dieser Art „nicht mit einem Vorderbein über den Rücken des Weibchens" greifen.

Lacerta vivipara

Bei *L. vivipara* packt das Männchen ohne nennenswerte Imponierhaltung das Weibchen sogleich am Kopf (Abb. 3 p) oder einer anderen, offenbar beliebigen Körperstelle, z. B. am Bein, gleitet ruckweise mit seinem Kiefergriff am Körper des Weibchens weiter, bis es die Flanke zu fassen bekommt und in der für Lacerten üblichen Weise die Begattung ausführen kann (Abb. 3 q). Statt des Kopf- oder Nackenbisses kann auch ein Schwanzbiß vorausgehen; in diesem Fall zeigt sich die ursprüngliche Funktion dieser Verhaltensweise ganz deutlich, denn das Männchen hält das flüchtende Weibchen tatsächlich energisch zurück und wird unter Umständen von diesem hinterhergezogen (Abb. 3 o), ganz anders als etwa bei *L. sicula*, wo das brünstige Weibchen überhaupt nicht ernsthaft zu fliehen versucht, das Männchen es aber trotzdem am Schwanz packt. Für *L. agilis* beschreibt Kitzler, daß ein Männchen sein Weibchen, wenn dieses die Scheinflucht nicht mehr zeigt an der Schwanzwurzel weiter schiebt. Dasselbe tat es sogar mit einem hinzugesetzten toten Weibchen. Ein paarungsunwilliges *vivipara*-Weibchen beißt heftig, wenn es vom Männchen gepackt ist; unter Umständen verbeißt es sich während der ganzen Paarung. Als Kopulationsdauer gibt Mortensen (1887) für *L. vivipara* 35 min. an, eine Zeit, die sich mit der kürzesten von mir beobachteten deckt, die längste von leider nur 3 vollständig beobachteten Paarungen dauerte 53 min. Nach der Paarung kann es vorkommen, daß das Männchen das Weibchen noch heftig verfolgt (Abb. 3 r). Leider pflegen diese Eidechsen sich bei der Paarung im Freiland versteckt zu halten. (Ein mit dem γ-Strahler Tantal-182 markiertes Weibchen wurde während eines Versuches zum Ortsverhalten 3mal unbemerkt begattet, wie sich an den Begattungsmalen[5]) nach dem Einfangen unschwer feststellen ließ.)

Sozialverhalten und Ökologie

L. sicula

Diese Art beobachtete ich auf einer kleinen, baumlosen Insel mit niedriger Vegetation (Trumbuja, Südspitze Istriens) während der zweiten Maihälfte 1970. Stellenweise betrug die Populationsdichte 0,8/m^2; die Durchschnittsbesiedlung dürfte etwa halb so dicht gewesen sein. Ein Wiedererkennen einzelner Tiere war durch Markierung mit Farbtupfern möglich; es wurden 31 Exemplare auf diese Weise individuell gekennzeichnet. Die Eidechsen erwiesen sich als territorial; im allgemeinen entfernten sie sich nicht weiter als 3 m von ihrem Revierzentrum, in einem Einzelfall bis zu 10 m. In den Mittagsstunden war die Überwachung schwer, da die Tiere dann die Sonne meiden und ein ungeschütztes Feld so rasch überqueren, daß die Markierung nicht erkennbar ist. Das Meiden der sehr heißen Mittagssonne ist eine wohl bei allen Eidechsen verbreitete Erscheinung.

---

[5]) Die Unterkiefer der Männchen drücken sich für längere Zeit sichtbar auf dem Bauch der Weibchen ab (Mortensen 1887).

Bei einem Geschlechterverhältnis von etwa 1 : 1 stehen dem einzelnen Männchen stellenweise theoretisch nur 2,5 m^2 zur Verfügung; jedoch ist der Aktionsraum größer, da dauernd Revierverletzungen stattfinden. Bei einer Begegnung weicht einer der Partner ohne Widerstand und wird, wenn überhaupt, nur ein kurzes Stück verfolgt.

In der ganzen Untersuchungszeit konnte ich nur einen einzigen Kampf beobachten. Die Kämpfer tauschten, Imponierpausen einlegend, Bisse aus und zogen sich nach wenigen Minuten im Stelzgang auf ihr jeweiliges Territorium zurück. Im engen Terrarium hätte — unabhängig von der Zahl der Käfiginsassen — bei solch gleicher Kräfteverteilung erfahrungsgemäß ein heftiger und langer Kampf stattgefunden.

Weibchen werden von den Männchen angebalzt, was keineswegs immer zu einer Paarung führt. Ihren Geschlechtsgenossinnen gegenüber verhalten sich die Weibchen wie die Männchen untereinander, jedoch sind die Reaktionen von geringerer Heftigkeit. Am späten Nachmittag liegen oft Paare, die gemeinsam ein Revier bewohnen, nebeneinander in der Sonne. Das kann zum Teil auf den günstigen Sonnplatz zurückgeführt werden.

Die Bindung der Eidechsen an ihr Revier war auf der dicht bevölkerten Insel recht stark. Von 5 Tieren, die um 60 bis 70 m deportiert worden waren, fanden 3, zum Teil erst nach Tagen, wieder zum Fangplatz zurück. Eines dieser Tiere war, wie ein Wiederfund bewies, zunächst 70 m in fast genau falscher Richtung gelaufen, fand sich nach Stunden am Aussetzungsort wieder und nach zwei Tagen im Heimatrevier. Bei solchen Umsetzungen scheint kein besonderer Heimfindemechanismus maßgebend zu sein.

In eingespielten Terrariumsgesellschaften sind — wie im Freiland — die Rangverhältnisse normalerweise geklärkt; die Eidechsen erkennen sich individuell. Bei einer Begegnung imponiert das eine Männchen, das andere flieht sofort oder beschwichtigt zuerst. Überlagerungen von Imponieren und Beschwichtigen kommen in seltenen Fällen vor, d. h. das Männchen beschwichtigt durch rasches Kopfnicken und waagerecht oder aufwärts gerichtete Schnauzenspitze, wölbt aber gleichzeitig die Kehle (Abb. 6 oben links). Normalerweise aber jagt das überlegene Männchen das unterlegene, beißt es in eine beliebige Körperstelle und schüttelt den Gegner derb, wie ein Beutetier. Dieser wehrt sich nur noch, wenn er gebissen wird. Obgleich die Schwänze in solchen Fällen beliebteste Angriffsziele sind, brechen sie dabei selten. Kitzler (1941) betont, daß bei *L. agilis* in entsprechenden Fällen der Verfolger nie in den Schwanz des Verfolgten beißt.

Ein Männchen (α) patroulliert sehr oft in merkwürdigem Stelzgang durch das Terrarium, alle Geschlechtsgenossen verjagend. Kämpfe sind hier ebenso wie im Freiland selten, lassen sich aber durch vorübergehende Entfernung von α aus der Eidechsengesellschaft beim Wiedereinsetzen auslösen. Während seiner mehrtägigen Abwesenheit ist ein anderes Männchen an seine Stelle getreten und gibt diese meist nicht kampflos auf.

Nach dem ersten größeren, übrigens nicht durch experimentellen Eingrift provozierten Kampf, den ich im Frühjahr 1969 beobachten konnte, verfolgte der Sieger noch Tage später seinen Gegner besonders heftig, während er andere Männchen deutlich weniger feindlich behandelte und zunächst einzelne sogar duldete. Bei *L. melisellensis* flüchten nach Kramer alle dem „Tyrannen" untergeordneten Männchen auch voreinander. Bei *L. sicula* kann man jedoch bei einem relativ friedlichen α-Tier eine Rangordnung unter den inferioren Männchen beobachten. Diese Form der Gemeinschaft ist nicht starr fixiert; tritt nämlich an die Stelle des milden „Tyrannen" ein neuer, unduldsamerer (was in einem Falle ohne mein Zutun nach mehrfachen Kämpfen geschah), so finden wir dieselben Verhältnisse vor, wie sie Kramer für *L. melisellensis* beschreibt: Alle untergeordneten Männchen flüchten voreinander. Kämpfe, die ohne Zutun des Experimentators in geschlossenen Gesellschaften ausbrechen, sind, im Gegensatz zur Paarung, nicht an bestimmte Jahreszeiten gebunden. Solche Kämpfe sind mitunter außerordentlich heftig und anhaltend (z. B. 55 min.). Anschließend haben die Kämpfer meist leichte Verletzungen; tödliche Verletzungen sind bei den istrischen *L. sicula* selten und dürften überhaupt nur in Gefangenschaft vorkommen, wenn das unterlegene Tier sich nicht mehr wehrt, aber auch nicht ausweichen kann. Die Anwesenheit von Weibchen ist für Männchenkämpfe — wenn überhaupt — nur von geringer Bedeutung.

Ein Kampf wird auch im Terrarium durch das schon beschriebene Imponieren von beiden Partnern eingeleitet. Dann folgen sehr rasch Bisse, vorwiegend in Kopf und Nackengegend, vielleicht deshalb, weil die Kämpfer jeweils diese Körperabschnitte präsentieren.

Ist es einem Tier gelungen, den Gegner zu packen, so läßt er ihn meist mehrere Minuten lang nicht los und versucht ihn zu schütteln. Das Beißen scheint die Tiere mehr anzustrengen als das Gebissenwerden; da der Beißer ausruhen muß, kommt es folglich manchmal zu einem regelmäßigen Rollenwechsel. Über den Weg des durch zeitweilige Erschöpfung erzwungenen Rollenwechsels kann man sich leicht die Entwicklung echter Kommentkämpfe vorstellen, wie sie nach Kitzler bei *L. agilis* und *L. viridis* stattfinden. Hier wartet das Männchen, das zuletzt gebissen hat, in Imponierhaltung den Biß des Gegners ab. Bei den grünen Mauereidechsen sind, im Gegensatz zu den von Kitzler behandelten Arten, die Beschwichtigungsgebärden vor einem gleichgeschlechtlichen Artgenossen fast wirkungslos. Das gleiche berichtet Weber von *L. muralis,* etwas besser ist die beschwichtigende *L. hispanica* geschützt.

Das Imponier- und Kampfverhalten der weiblichen *L. sicula* gleicht auch bei den gekäfigten Tieren qualitativ dem der Männchen, jedoch ist die

Intensität allgemein geringer. Männchen mischen sich nicht in die Rangkämpfe von Weibchen ein. Besonders starke und aggressive Weibchen kämpfen auch mit Männchen, und zwar zu allen Jahreszeiten. Solche Weibchen werden von unterlegenen Männchen nicht begattet, können überlegenen Männchen gegenüber aber durchaus paarungswillig sein. Weibchen, die Männchen attackieren, konnte Kramer bei seinen grünen Mauereidechsen nicht beobachten, wohl aber Mertens (1922, zitiert nach Kramer 1937) bei *L. lilfordi.*

L. vivipara

An den allerersten wärmeren Sonnentagen im Jahr (meist März) können im Freiland zwei Männchen dieser Art durchaus friedlich beieinander liegen. Jedoch kommt bei anhaltend warmem Wetter sehr bald Aggressionsstimmung auf, die sich in kurzen Angriffen entlädt. Bei guter Kenntnis der einzelnen Tiere kann man vorhersagen, welches nach einer Begegnung fliehen, nicht aber, welches angreifen wird. Oft flieht eine Eidechse nach einem kurzen Angriff (Biß oder Stoß), bevor der Angegriffene Zeit gehabt hat, zu erwidern. Einen anhaltenden Kampf habe ich bei dieser Art im Freiland nie beobachten können, vermute aber, daß solche Kämpfe doch vorkommen; vorgefundene leichte Nackenverletzungen machen das wahrscheinlich. Im Sommer und Herbst werden die Männchen wieder verträglicher und man kann auch wieder gemeinsames Sonnen beobachten.

Im Terrarium zeigt eine eingewöhnte Gesellschaft von adulten Tieren so gut wie überhaupt kein agonistisches Verhalten. Man kann aber durch Reizschwellenerniedrigung mittels Isolierung auch im Terrarium unter Männchen feindliche Reaktionen auslösen, selten sogar erbitterte Kämpfe. Es sind reine Beschädigungskämpfe; daß es dabei nicht zu nennenswerten Verletzungen kommt, liegt an der physischen Harmlosigkeit dieser Tiere.

Die folgenden Angaben, vorwiegend das Ortsverhalten im Freiland betreffend, stützen sich auf je 13 Versuchstage mit isotopenmarkierten Männchen und Weibchen, 3 Versuchstage mit einem ebenso markierten Jungtier sowie sehr viel zahlreichere Beobachtungen an individuell mit Farbe markierten *L. vivipara* aller Altersstufen. Die letzteren Beobachtungen sind naturgemäß lückenhaft, fügen sich aber widerspruchsfrei in das bei den Isotopenversuchen gewonnene Bild ein.

Bei warmem Wetter unternehmen die Männchen von *L. vivipara* ausgedehnte Tageswanderungen. Die Tiere entfernen sich während der Versuche bis 50 m vom Ausgangspunkt. Daß man an solchen heißen Tagen nur selten Bergeidechsen zu sehen bekommt, hat seinen Grund darin, daß sie die Sonne meiden und sich im dichten Unterwuchs fortbewegen; die vorzügliche Tarnfärbung macht sie fast unauffindbar. Bei aller Wanderfreudigkeit ist *L. vivipara* erstaunlich ortstreu: Der Wohnplatz wird abends gewöhnlich wieder aufgesucht. Vorübergehend benutzt eine solche Eidechse aber auch andere Wohnplätze. Stellen, die gegen Abend noch warm sind und guten Unterschlupf bieten, werden bevorzugt. Hier können auf wenigen qm mehrere Eidechsen beisammen „wohnen". Paare benutzen manchmal dieselbe Höhle. *L. vivipara* ist — wie übrigens auch andere Arten — nicht an einen bestimmten Typ von Schlafplatz gebunden. Ich konnte Steinspalten, Erdlöcher, Grasbülten, in einer warmen Nacht sogar die Astgabel eines niedrigen Strauches als Schlafplatz feststellen; am meisten wurden Spalten in totem Holz oder zwischen Holz und Rinde gewählt.

Unmittelbare Begegnung zweier Männchen, die im Gegensatz zu *L. sicula* und *L. muralis* (Weber 1957) nicht aktiv gesucht, sondern eher gemieden wird, endet zu den meisten Jahreszeiten mit einem Angriff und der Flucht eines der Gegner. Der Aktionsraum einer Bergeidechse überspannt in der Regel die Wohnplätze mehrerer anderer.

Die Weibchen unternehmen ähnliche, aber allgemein nicht so ausgedehnte Wanderungen. Nur wenige Meter entfernen sich die Jungtiere von ihren Wohnplätzen. Wie die Bergeidechsen dorthin zurückfinden, ist noch unklar; das Wiederauffinden bestimmter Stellen ohne Benutzung besonderer Vermessungsmarken fiel auf der einförmigen hoch verkrauteten Waldlichtung zumindest dem menschlichen Beobachter schwer. Sonnenkompaßorientierung, die für *L. viridis* nachgewiesen wurde (K. Fischer 1961), ist auch hier nicht unwahrscheinlich.

Junge *L. vivipara sind* ausgesprochen gesellig. Sie sonnen sich gruppenweise an günstigen Stellen und viele suchen abends regelmäßig eine gemeinsame Schlafhöhle auf. Erst im zweiten Sommer lösen sich diese „Jugendgruppen" nach und nach auf. Beißereien sind unter Jungtieren selten. Gewöhnlich treteln sie nach einer längeren Trennung voreinander, ohne anzugreifen. Von adulten Tieren werden sie geduldet und sie legen sich oft — meist unter Treteln — zum Sonnen auf jene. Angriffe Adulter auf Junge sind äußerst selten, treten aber auch im Freiland auf; das Jungtier entkommt dann regelmäßig unter heftigem Treteln. Im Terrarium sind nur zwei Fälle von Kannibalismus vorgekommen. Beide gehen auf dasselbe Männchen zurück, und ich betrachte sie als Ausnahmefall.

Analyse des Verhaltens

Methodik zur Analyse

Besonders, aber nicht ausschließlich, werden hier die Ausdrucksbewegungen behandelt. Gemäß dem Vorschlag von Eibl-Eibesfeldt (1969, S. 106) bezeichnen wir nur solche Verhaltensweisen als Ausdrucksbewegungen, die zu Signalen differenziert sind, obgleich ja auch die nichtsemantischen Bewegungen etwas über die Stimmung ihres Trägers ausdrücken können. Es besteht eine wechselseitige Beziehung zwischen sendeseitiger und empfangsseitiger (z. B. Ausbildung eines AAM) Semantisierung (Wickler 1967).

Eine universell anwendbare Methode zur Analyse von Verhaltensweisen gibt es bislang nicht. Verschiedene Wege wurden bisher angewandt, meist ohne daß sich die Autoren dessen bewußt waren. Auf diese Tatsache macht Tinbergen (1959) aufmerksam.

In der folgenden Analyse wird jede Ausdruckskomponente bewußt nach 6 verschiedenen Überlegungen überprüft. Nicht jeder dieser methodischen Punkte führt bei jeder einzelnen Komponente zu einem Resultat. In Ermangelung einer Universalmethode läßt dieses Vorgehen jedoch die relativ sichersten Ergebnisse erwarten. Die 6 methodischen Wege lassen sich im einzelnen folgendermaßen kennzeichnen (Punkt 1 bis 3 in Anlehnung an Tinbergen, 1959; Punkt 4 in Anlehnung an H. Fischer 1965; 5 und 6 fanden ebenfalls schon erfolgreiche Anwendung, ohne daß mir bekannt ist, ob sie je ausdrücklich formuliert wurden):

1. *Bewegungsform*

Es wird die Bewegungsform auf ihre einzelnen Komponenten hin untersucht. Dabei offenbart sich oft ihr „komplexer Ursprung". So können „Bruchstücke der Teilsysteme" einander abwechseln; z. B. im Zickzacktanz des Stichlingsmännchens. Ferner können „Komponenten simultan verschränkt" sein, wie etwa in den Gesichtsausdrucksformen der Caniden. Schließlich können Kompromißbewegungen auftreten (Zitate nach Tinbergen 1959).

2. *Zeitliche Situation*

Eine Hauptstimmung schlägt bei unveränderter Umgebung nicht plötzlich in eine andere Hauptstimmung um. Vielmehr baut sie sich langsam auf und klingt auch allmählich wieder ab (Trägheitsphänomen nach Lorenz 1939). Diese Tatsache berechtigt uns zu der Annahme, daß in der Regel nur Handlungen aus solchen Funktionskreisen mit der zu untersuchenden Ausdrucksbewegung abwechseln, denen eine mit ihr gemeinsame Stimmung zugrunde liegt. Das bedeutet für die praktische Anwendung: Wir registrieren, welche Handlungen einer bestimmten Ausdrucksbewegung vorausgehen und welche ihr folgen.

3. *Räumliche Situationen*

„Wenn man die optimalen Situationen kennt, welche bestimmte Bewegungssysteme auslösen, dann sieht man oft, daß die Gesamtlage, in der ein ganz bestimmter Ausdruck auftritt, Teile zweier solcher optimaler Einzelsituationen als Komponenten enthält" (Tinbergen 1959). Als konkreten Fall führt der zitierte Autor gewisse Drohbewegungen an, die besonders an der Grenze zwischen Nachbarrevieren auftreten. Wenn bekannt ist, daß der Gegner diesseits der Grenze Angriff, jenseits Flucht auslöst, darf man schließen, daß an der Grenze beide Antriebe aktiviert werden.

Hier werden unter 3. auch die Situationen behandelt, in die sich ein Tier regelmäßig bei einer bestimmten Ausdrucksbewegung begibt, nämlich die Orientierung zum Partner.

4. *Ontogenese*

Lorenz (1939) weist darauf hin, daß manche Verhaltensweisen nur im Jugendstadium einer Art zu finden sind, während bei verwandten Arten diese Verhaltensweisen zum normalen Inventar der Adulten gehören können. Manche Verhaltensweisen durchlaufen auch verschiedene ontogenetische Stadien. Die Beobachtung der Ontogenie kann hier wie in der Morphologie — bei möglichst vorsichtiger Deutung — wichtige Hinweise zur Phylogenie bringen.

5. *Übergangsformen und Sonderfälle*

Viele Ausdrucksbewegungen sind in ihrer hochritualisierten Form zunächst sehr schwer zu deuten, und ihr unritualisiertes Vorbild ist nicht leicht zu erkennen. In besonderen Situationen treten aber beim selben Individuum manchmal Übergänge auf, die zwischen der hochritualisierten Bewegung und dem unritualisierten Vorbild vermitteln, z. B. bei einem beschwichtigenden *Lacerta*-Weibchen vom Kopfnicken bis zum heftigen Beißen (s. S. 129).

Ausnahmefälle, in denen die zu untersuchenden Bewegungen auftreten, können ebenfalls aufschlußreich sein und sollten beachtet werden. Solche Beobachtungen können sowohl Hinweise liefern auf die Entstehungsgeschichte einer Bewegung als auch auf deren Motivation.

6. *Vergleich verwandter Arten*

Verschiedene Arten stehen in bezug auf einzelne Merkmale gewöhnlich auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Oft läßt sich eine Ritualisationsreihe aufstellen, die bis an die stammesgeschichtliche Wurzel einer Verhaltensweise führt. Jedoch ist bei einfacheren Formen stets zu erwägen, ob echte Primitivität oder eine sekundäre Vereinfachung vorliegt.

Imponieren

Wenn man die Imponiergebärde von *L. sicula* oder der anderen hier behandelten Mauereidechsen nach den im vorhergehenden Kapitel beschriebenen 6 Gedankenwegen analysiert, läßt sich die unten wiedergegebene Tabelle aufstellen. Das wird im folgenden erläutert. Für *L. vivipara* hat diese Tabelle nur bedingte Gültigkeit, da dieser Art dort aufgenommene Bewegungskomponenten zum Teil fehlen, jedenfalls bisher nicht beobachtet werden konnten.

Stammesgeschichtliche Herleitung

Die Bewegungsform des Kehlwölbens zeigt uns einige Ähnlichkeit mit der des verstärkten Atmens (1)[6]. In Erregung steigert ein Reptil allgemein seine Atmungstätigkeit, was physiologisch in Anbetracht der zu erwartenden körperlichen Anstrengung sinnvoll ist. In verschiedener Weise ist dieses „Epiphänomen eines Erregungszustandes" (Wickler 1967) bei Reptilien umgestaltet worden, z. B. zum Zischen und Aufblähen vieler Schlangen. (Eine zusammenfassende Darstellung über Warn- und Drohreaktionen der Reptilien gibt Mertens 1946.)

Bei den hier bearbeiteten Eidechsen tritt die betonte Kehlwölbung nicht in allgemeiner Erregung auf, sondern ist auf das intraspezifische Imponieren beschränkt. Sie hat sich von der wahrscheinlichen ursprünglichen Funktion der Atmung vollkommen losgelöst.

Eine gewölbte Kehle wirkt nicht nur optisch durch die Vergrößerung der Körperumrisse, sondern sie bietet auch einen taktilen Schutz vor Angriffen seitens eines Rivalen: Dieser kann an der gewölbten Kehle, die ihm präsentiert wird, nur schwer zupacken.

---

[6] Die Zahl in ( ) bezieht sich auf die unter „Methodik zur Analyse" erläuterten methodischen Punkte.

Schon die Tatsache, daß einem intraspezifischen Angriff gewöhnlich Imponieren vorausgeht, läßt vermuten, daß Elemente aus Kampfhandlungen oder aus Bewegungsweisen, die diesen aus funktionellen Gründen vorausgehen, zum Imponieren ritualisiert wurden (2). Entscheidender sind aber die folgenden Fakten.

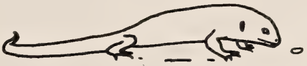


Abb. 4. Zögerstellung vor einem Beuteobjekt (*L. vivipara*, juv.).

Eine Eidechse, die im Begriff steht, auf ein Objekt zuzustoßen, drückt die Vorder-, manchmal auch die Hinterbeine durch (Abb. 4). Ferner wird — übrigens ebenso wie bei verstärkter Atmung — die bei der ruhenden

Tabelle 1: Analyse des Imponierens

Ausdruckskomponente	unritualisierter Ausgangspunkt	Selektionsfaktor	Motivation
Kehlwölbung	verstärkte Atmung	Vergrößerung der Körperumrisse, Steigerung der Eindeutigkeit	Aggression, Flucht, Sexualität*)
Durchdrücken der Beine	Zustoßintention		
laterale Abplattung			
Senken der Schnauzenspitze			
Breitseitsstellung zum Partner	Resultante aus Flucht- und Angriffsrichtung		
Nicken *langsamer* Frequenz	Zustoßen	Steigerung der Eindeutigkeit	
Hemmung des Handlungsfortgangs	(Konflikt)	Vermeidung von Beschädigungen	

*) gilt nur im Paarungskontext

Die erste Spalte der Tabelle beinhaltet die Einzelkomponenten der Ausdrucksbewegung, die auf S. 125 schon beschrieben worden ist. Die zweite Spalte zeigt die stammesgeschichtliche Wurzel der jeweiligen Einzelkomponente. Die dritte Spalte gibt Faktoren an, durch die die Evolution (hier = Ritualisation) einer einzelnen Komponente in einer bestimmten Richtung begünstigt wurde. Die letzte Spalte gibt die der Ausdrucksbewegung zugrunde liegenden Motivationskomponenten wieder. Den einzelnen Bewegungskomponenten lagen ursprünglich recht verschiedene Motivationen zugrunde. Da die Ausdrucksbewegung aber weitgehend zu einer Einheit verschmolzen ist, erwies es sich als unzweckmäßig, die Motivationen der Einzelkomponenten getrennt zu berücksichtigen. Deshalb ist die letzte Spalte nicht unterteilt.

Eidechse dorsoventrale Abplattung aufgegeben und statt dessen eine laterale Abflachung gezeigt. Vor kleinen am Boden liegenden Objekten senkt die Eidechse zusätzlich die Schnauzenspitze. Bei *L. vivipara* ist diese Intentionshaltung kaum oder gar nicht vom Imponieren zu unterscheiden, wenn man die Situation außer Acht läßt. Dies leitet uns zu der Annahme, daß diese Bewegungskomponenten des Imponierens ihre stammesgeschichtliche Wurzel in der Zustoßintentionshaltung haben (1; 6). Die gleiche Auffassung äußert Kitzler (1941).

Gewöhnlich wird die laterale Abflachung beim Imponieren weit über das vor einem Beuteobjekt übliche Maß hinaus verstärkt. Dabei treten bei vielen Individuen aller hier behandelten Arten optische Signale in Erscheinung, die sonst relativ unauffällig sind. Die Mauereidechsen (vorwiegend die Männchen) tragen blaue Punkte aus den Bauchrandschildern. Bei *L. vivipara,* die insgesamt in höchstem Grade tarnfarbig ist, haben die Männchen gewöhnlich einen orangefarbenen, schwarz gesprenkelten Bauch, der so gut wie nur bei der soeben beschriebenen Haltung in Erscheinung tritt. Da die Färbung im Gegensatz zur Bewegungskoordination sehr variabel ist (auch innerhalb einer Population!), kann man annehmen, daß die Färbung sich der Bewegung sinnvoll angepaßt hat und nicht umgekehrt.

Interessant ist, daß eine imponierende Eidechse die Schnauzenspitze abwärtssenkt; diese Haltung ist nur vor kleinen, am Boden befindlichen Objekten von funktionellem Sinn, nicht vor einem etwa gleichgroßen Partner. Beim Imponieren ist diese Schnauzenhaltung unter völliger Loslösung von der ursprünglichen Orientierung und damit auch der ursprünglichen Bedeutung als Folge des Ritualisationsprozesses „eingefroren" (1) (Morris 1957).

Eine weitere Loslösung von der ursprünglichen Orientierung zeigen die grünen Mauereidechsen beim Imponieren in der Gesamtausrichtung zum Partner, gleichgültig ob dieser Rivale oder Geschlechtspartner ist: sie weisen ihm die Breitseite und nähern sich nicht in gerader Richtung, sondern in einem sich verkürzenden Bogen (Abb. 1). Hinde (1966, S. 277) sieht im Umkreisungsverhalten, das sehr viele Tiere in ähnlichen Situationen zeigen, oft einen „approach avoidance conflict". Zweifellos ist auch die Annäherungsrichtung unserer Eidechsen als Resultante aus Annäherungswillen und Flucht zu verstehen, denn dieses Umkreisungsverhalten kommt nicht zustande, wenn zwei Tiere wie in Abb. 5 spiegelbildlich agieren. Vor einem Geschlechtspartner kommt als Motivationskomponente Sexualität hinzu, ohne daß sich sagen ließe, in welchem Maße (1; 3).

Beim Imponierschreiten vollführen die Mauereidechsen mit dem ganzen Körper ruckartige Bewegungen langsamer Frequenz. Vorwiegend werden dabei Kopf und Vorderleib bewegt, so daß der Eindruck des Nickens entsteht. Solche Bewegungen werden auch dann noch vollführt, wenn die imponierende Eidechse am Fleck bleibt. Kitzler sieht in den ruckartigen

Schritten (bei *L. viridis* und *L. agilis*) eine „mimische Übertreibung des einfachen Näherkommens". Beim sich nicht fortbewegenden Tier dürfte eine ritualisierte Zustoßbewegung vorliegen (die ja auch mit Näherkommen verbunden ist) (1). Besonders bevor ein Männchen den zitternden Schwanz eines Weibchens ergreift, zeigt es dieses ruckartige langsame Nicken, welches dann zum meist sanften Schwanzpacken führt, eine Tatsache, die ebenfalls für die Herleitung dieses Nickens vom Zustoßen spricht (2; 5).

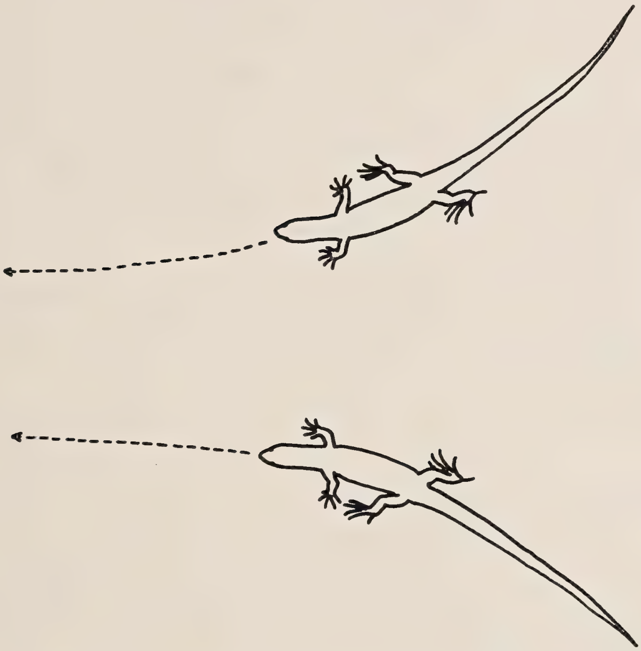


Abb. 5. Wenn die Rivalen spiegelbildlich agieren, so führt das zu einer Art Parallellauf. (*L. sicula*; Skizze nach einer Freilandbeobachtung.)

Die auffällige Hemmung des Handlungsablaufs beim Imponieren — im Vergleich zu den unritualisierten Ausgangspunkten — kann man als Kompromiß zwischen antagonistischen Antrieben (Angriff — Flucht) verstehen (3).

Selektionsfaktoren

Die ersten 5 in der Tabelle auf S. 137 angeführten Ausdruckskomponenten haben gemeinsam, daß die Körperumrisse des agierenden Tieres aus der Sicht des Signalempfängers vergrößert werden. Solche Komponenten, die schon ohne spezielle empfangsseitige Semantisierung „verständlich" sind, werden von der Selektion als Ausdrucksbewegungen begünstigt.

Eine allgemeine Forderung an eine Ausdrucksbewegung ist ihre Eindeutigkeit. Diese kann erstens dadurch gewährleistet werden, daß der stammesgeschichtliche Ausgangspunkt abgeändert (ritualisiert) wird und zweitens dadurch, daß mehrere solcher stammesgeschichtlicher Wurzeln zu einer neuen Einheit verschmolzen werden. Schließlich wird die Eindeutigkeit dadurch erhöht, daß die Ausdrucksbewegung weitgehend unabhängig von der Antriebsstärke in konstanter Weise abläuft. Oft ist eine „typische Intensität" (Morris 1957), deren Motivationsstärke an der Bewegungsweise nicht abzulesen ist, ausgebildet. Beim Imponieren vor einem Rivalen der hier bearbeiteten Eidechsen ist die Loslösung der Ausdruckskomponenten von der Motivationsstärke deutlich erkennbar; z. B. wenn bei gleichbleibender Aggression die Fluchttendenz steigt (vgl. Abb. 6), wird nicht sofort Flucht ausgelöst. Diese Loslösung von der Motivationsstärke geht in unserem Falle jedoch nicht soweit, daß sie nicht dem Beobachter —vermutlich auch dem Artgenossen — Rückschlüsse auf die relative Antriebsstärke gestattet (Abb. 6).

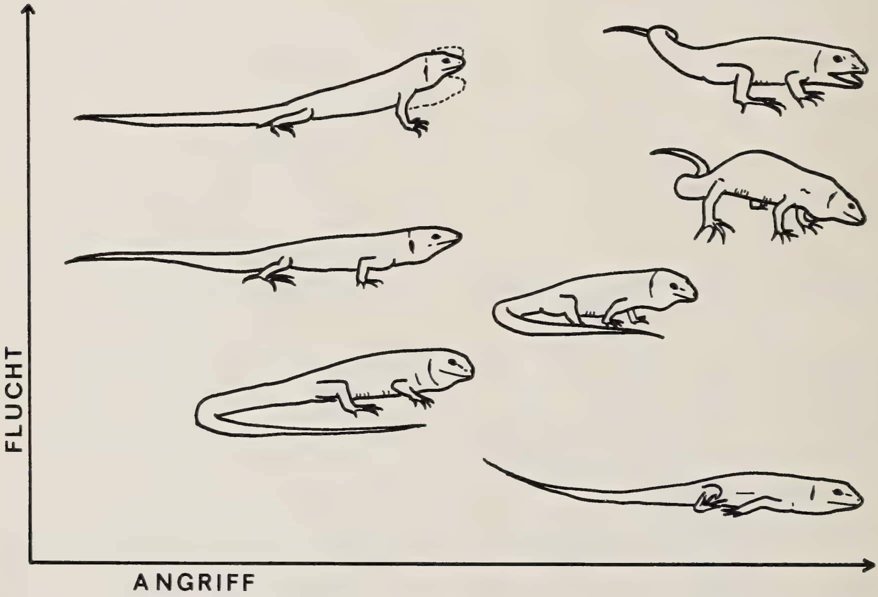


Abb. 6. Ausdrucksbewegungen eines *Lacerta-sicula*-Männchens einem Geschlechtsgenossen gegenüber. Die Figuren sind in ein Koordinatensystem gesetzt, dessen Achsen Flucht und Angriff symbolisieren. Die ungefähre relative Stärke der beiden Antriebskomponenten wird durch die jeweilige Position im Koordinatensystem sichtbar. Haltung und Bewegung des Tieres oben links sind vorwiegend durch Flucht motiviert, die gewölbte Kehle zeigt aber noch Aggression an. Die Figur unten stellt ein Männchen bei ungehemmter Verfolgung eines Rivalen dar; es handelt sich nicht um eine Ausdrucksbewegung im engeren Sinne.

Kriterien für die relative Stärke der Aggressivität sind: laterale Abplattung des Rumpfes, Wölbung der Kehle, Durchdrücken der Beine und Abwärtsrichten der Schnauze.

Die Hemmung des Handlungsfortgangs ist ein wesentlicher Faktor zur Vermeidung ernster Kämpfe. Denn allgemein können Kämpfe leicht zu Beschädigungen führen; sie sind auf jeden Fall recht unökonomisch für eine Art, die in sehr dichter Population lebt (vgl. S. 130); darüber hinaus sind kämpfende Kleintiere sehr ihren Freßfeinden ausgeliefert.

Motivation

Die unritualisierten Ausgangspunkte (s. Tab. S. 137) der Imponiergebärde verraten uns, daß ihre ursprünglichen Motivationskomponenten Aggression und Flucht sind (1; 3). Zu demselben Ergebnis führt die Beobachtung der zeitlichen Situation (2): auf Imponieren kann sowohl Angriff als auch Flucht folgen. Vorausgehen kann dem Imponieren zwar eine aggressive Handlung, nicht aber Flucht, was ein deutlicher Hinweis dafür ist, daß Aggression die stärkere Motivationskomponente ist.

Wenn ein Männchen vor einem Geschlechtspartner imponiert, führt dies oft zur Paarung; nahezu jeder Paarung geht ausgeprägtes Imponieren voraus. In diesem Zusammenhang ist also Sexualität mit Sicherheit eine der Motivationskomponenten (2).

Beschwichtigen

Tabelle 2: Analyse des Beschwichtigens

Ausdruckskomponente	unritualisierter Ausgangspunkt	Selektionsfaktor	Motivation
Treteln	Laufen	keine Vergrößerung der Körperumrisse; Steigerung der Eindeutigkeit	Flucht, Aggression, Sexualität*)
Kopfnicken rascher Frequenz	Zustoßen (defensiv)		
Kopftrichtung zum Partner, plötzliche seitl. Abweichungen	Defensivbeißen und Fluchtintention		
Schwanzzittern	?		

*) Gilt nur im Paarungskontext.
S. die Erläuterungen zu Tabelle 1 (S. 137).

Stammesgeschichtliche Herleitung

Die Ausdruckskomponente „Treteln" besitzt eine auffällige Ähnlichkeit mit der — sicherlich angeborenen — Bewegung des Grabens. In beiden Fällen ruhen nämlich in der Regel die Hinterbeine und in beiden Fällen kann die Bewegung auch einseitig, also nur mit einem Vorderbein ausgeführt werden. Berücksichtigt man jedoch die Funktion des Grabens, dann erscheint es wenig naheliegend, daß hier die stammesgeschichtliche Wurzel des Tretelns liegt. Das Graben, welches besonders dann auftritt, wenn eine

Eidechse nicht vorwärtskommt, z. B. stereotyp an einer Glasscheibe, dürfte sich ebenso wie das Treteln von einer urtümlicheren Bewegung, dem Laufen herleiten. Zu letzterem haben beide abgeleiteten Bewegungen ebenfalls eine erhebliche Ähnlichkeit. Damit wird die Ansicht Kitzlers (1941) bestätigt, daß sich das Treteln „von einem Teil der Bewegung des Davonlaufens" herleitet (1).

Für die Herleitung des Tretelns vom Laufen spricht weiterhin, daß es ohne semantische Bedeutung auch in solchen Situationen gezeigt wird, in denen eine Eidechse „eigentlich" laufen sollte; so etwa, wenn sie, auf einem Mauervorsprung sitzend, von einem Beutetier gelockt wird (3). Eine ausnahmsweise von einer adulten *L. vivipara* angegriffene junge flieht unter heftigem Treteln. Hier liegt offenbar ein Übergang zwischen der Ausgangsform und der ritualisierten Bewegung vor (5). Eine halberwachsene *L. vivipara,* bei der sich das Treteln in Gefangenschaft wochenlang nicht auslösen ließ, tretelte heftig vor einer hinzugesetzten Hainschnecke *(Cepaea),* offensichtlich eine direkte Annäherung nicht wagend; im Freiland beobachtete ich einmal Treteln vor einem Käfer (5). Das Treteln ist hier als Erregungsventil zu verstehen.

Schließlich sei zur Bewegungsform des Tretelns noch bemerkt, daß die Vorderbeine nicht nur alternierend, sondern auch synchron bewegt werden können. Dies und die oft einseitige Bewegung zeigen, daß die Bewegungskoordination weitgehend von der ursprünglichen gelöst ist.

Das ausgeprägte Kopfnicken der beschwichtigenden Eidechsen ist in seiner Herleitung der Bewegungsform nach zunächst schwer zu verstehen. Aber in besonderen Situationen zeigen die Eidechsen alle Übergangsformen von der hochritualisierten Bewegung bis zur unritualisierten stammesgeschichtlichen Wurzel (5): wenn ein nicht paarungswilliges *L.-sicula*-Weibchen von einem Männchen ernsthaft angebalzt wird, dann zeigt es die bereits beschriebene Beschwichtigungsgebärde mit Kopfnicken. Läßt das Männchen nicht bald von seinem Vorhaben ab, sondern rückt mit seinem Kiefergriff weiter die Schwanzwurzel aufwärts, dann stößt das Weibchen mit zunehmender Heftigkeit beim Nicken gegen den Hals des Männchens, außerdem zeigt das Weibchen dabei gewöhnlich noch eine Abwehrbewegung mit dem Hinterbein (Abb. 2). Hatte dieses Verhalten des Weibchens noch keinen Erfolg (was selten ist), dann geht das Stoßen in Beißen über. In besonderen Fällen kann sich das Weibchen festbeißen. Aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang auch der Artenvergleich (6). Ganz ähnlich wie *L. sicula* verhält sich ein nicht paarungsbereites *L.-melisellensis*-Weibchen. *L. hispanica* richtet beim Nicken erst kurz bevor sie zubeißt, den Kopf auf den Partner. *L. vivipara* schließlich beißt im analogen Fall ohne jede Vorankündigung durch Nicken. Entsprechend ist bei dieser Art das Nicken als Ausdrucksbewegung kaum ausgebildet.

Erst im Alter von mehreren Wochen zeigen junge *L. sicula* die Beschwichtigungsgebärde; werden sie von stärkeren Artgenossen festgehalten, so beißen sie sich frei; diese Bewegungen werden bald als Kopfnicken bei bloßer Annäherung ausgeführt (4).

Beschwichtigende grüne Mauereidechsen richten ihren Kopf auf den Partner. Zu dem vertikalen Nicken treten plötzliche, erhebliche horizontale Abweichungen. Ist die Richtung zum Partner ein Ausdruck für ursprüngliche Angriffstendenz, so drücken die seitlichen Abweichungen die Fluchttendenz aus (3). Eine grüne Mauereidechse, deren Flucht unmittelbar bevorsteht, richtet auch den Kopf mehr vom Partner weg (2) (Abb. 2). Als Gegenstück wendet *L. hispanica,* die nicht die grundsätzliche Ausrichtung zum Partner hin zeigt, sich erst gegen ihn, wenn sie am Schwanz festgehalten wird und unmittelbar vor dem Zubeißen steht (2; 6).

Für das Schwanzzittern läßt sich keine funktionsgebundene unritualisierte Ausgangsbewegung finden. Schwanzbewegungen — das Zittern kann zu einem Zucken oder Schlängeln abgewandelt sein, es gibt auch Übergänge — kommen in sehr verschiedenen Situationen vor (5): Besonders Jungtiere schlängeln oder zucken oft mit dem Schwanz, wenn sie vor einem Beutetier zögern. Adulte Eidechsen verschiedener Arten und Gattungen (z. B. *Psammodromus*) bewegen den Schwanz wellenförmig, wenn sie in ein fremdes Terrarium gekommen sind. Meine zahme *L. lepida* schlägt oft so unverhofft mit dem Schwanz an einen Gegenstand, wenn man sie wieder in den Käfig setzen will, daß selbst ein vorbereiteter Beobachter meist erschrickt. Diese Beispiele zeigen, daß die Schwanzbewegungen bei allgemeiner Erregung auftreten ohne daß in jedem Falle eine äußere Funktion erkennbar wäre. Bei *L. sicula* hat diese Bewegung, wenn sie bei der Balz auftritt, eine „typische Intensität“ bekommen.

Regelmäßig bewegen die Eidechsen den Schwanz, wenn sie von Artgenossen festgehalten werden. Allerdings zeigen bei den grünen Mauereidechsen die Männchen diese Bewegung selten in der hochfrequenten typischen Form. In einem Falle wurde ein großes *L.-sicula*-Männchen von einem Männchen der sehr viel kleineren *L. hispanica* (diesem war das angebalzte Weibchen weggelaufen) am Schwanz festgehalten. Das *sicula*-Männchen, für das die winzige *L. hispanica* keinen Gegner darstellte, zitterte daraufhin genau in derselben Weise mit dem Schwanz, wie es ein *sicula*-Weibchen bei der Balz tut. Solche Beobachtungen machen es denkbar, daß das Schwanzzittern in sozialem Zusammenhang ursprünglich die Funktion des „Abwimmelns“ hatte. Es entwickelte sich dann zum Bestandteil der Beschwichtigungsgeste und schließlich unter Bedeutungsumkehr auch zur Paarungsaufforderung.

Selektionsfaktoren

Wurden zum Imponieren besonders solche Epiphänomene eines Erregungszustandes ritualisiert, die mit einer Vergrößerung der Körperumrisse verbunden sind, so kann es nicht wundern, daß beim Beschwichtigen als der zum Imponieren reziproken Handlung, solche Vergrößerungen vermieden werden. Imponieren und Beschwichtigen dürfen keinesfalls verwechselbar sein. Deshalb ist bei solchen Einzelkomponenten beider Ausdrucksbewegungen, die auf dieselbe stammesgeschichtliche Wurzel zurückgehen, der Ritualisierungsprozeß in entgegengesetzte Richtungen gelaufen. So hat das Kopfnicken beim Beschwichtigen eine deutlich raschere Frequenz als beim Imponieren. Die Schnauzenspitze, die beim Imponieren abwärts gerichtet wurde, wird hier waagerecht oder aufwärts gerichtet.

Die Laufbewegung wird beim Imponieren extrem verlangsamt und ruckartig ausgeführt, beim Beschwichtigen (Treteln) dagegen besonders rasch. Außerdem werden im letzteren Fall die Beine vom Boden abgehoben, während sie beim Imponieren als Stelzen fungieren.

Die Ausrichtung zum Partner resultiert beim Imponieren wie Beschwichtigen aus dem Antagonismus von Flucht- und Angriffsmotivation. Beide Ausdrucksbewegungen sind trotzdem im Erscheinungsbild grundverschieden. Beim Imponieren wird eine ruhige, senkrecht zum Partner gehaltene Ausrichtung gezeigt, beim Beschwichtigen wechseln Zuwendung und Abwendung in rascher Folge mit jähen Bewegungen ab. Die Eindeutigkeit ist also auch hier trotz gemeinsamen Ursprungs zweier Bewegungsweisen gewahrt.

Motivation

Als ursprüngliche Motivation lag den einzelnen Bewegungskomponenten (s. Tab. S. 141) Flucht und Angriff zugrunde (1). Zu demselben Ergebnis — und das ist für die tatsächliche Motivation der ritualisierten Bewegung entscheidender — führt die Beobachtung der zeitlichen Situation der Beschwichtigungsgebärde (2).

Ebenso wie beim Imponieren erkennen wir auch beim Beschwichtigen Sexualität als Motivationskomponente; das Beschwichtigen dient ja als weibliches Paarungsvorspiel (2).

Die Fluchtmotivation dürfte stärker sein als die aggressive. Denn die hier vorkommende Aggression ist bereits komplexer Natur; sie hat sehr viel mit dem weitgehend fluchtmotivierten Angriff gemeinsam, der nach Unterschreiten der „kritischen Distanz“ (Hediger 1934) gezeigt wird.

Paarungsverhalten

Da ein Teil der paarungseinleitenden Bewegungen bereits im Vorhergehenden analysiert wurde, ist deren neuerliche Behandlung, was die stammesgeschichtliche Herleitung angeht, nicht erforderlich.

Bezüglich der Motivation spricht vieles dafür, daß die beteiligten Komponenten Flucht und Aggression zugunsten der Sexualität in den Hintergrund treten, nicht aber völlig verschwinden. Denn es gibt Beobachtungen, die Flucht- und Angriffsstimmung sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen im Paarungszusammenhang deutlich zeigen. Die Balz hat ja wohl auch in erster Linie die Aufgabe, diese beiden Antriebe in gelenkte Bahnen zu bringen, um dadurch eine Paarung zu ermöglichen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß das Imponieren vor der Paarung mit gut bekannten Weibchen ausfallen kann (bei *L. melisellensis* Kramer 1937; bei *L. hispanica* eigene Beobachtung).

Kramer folgert daraus, daß den Männchen von *L. sicula* und *L. melisellensis* ein eigentliches Paarungsvorspiel fehlt. Dieser Schluß ist für erstere Art auf jeden Fall unberechtigt, und nach meinen Beobachtungen balzt auch ein *L.-melisellensis*-Männchen vor Weibchen, mit denen es monatelang im engeren Terrarium zusammengelebt hat. Unter natürlichen Verhältnissen, auf die ja die Instinkthandlungen abgestimmt sind, erscheint ein Ausfallen der Balz bei diesen Arten ganz unwahrscheinlich.

Die aktive Beteiligung der Weibchen am Zustandekommen der Paarung erscheint weniger klar. Klingelhöffer (1931) beschreibt, daß ein brünstiges *L.-agilis*-Weibchen dem Männchen nacheilt und es mit dem Maule festzuhalten versucht. Aktive Annäherungen konnte ich auch bei den grünen Mauereidechsen und bei *L. viridis* beobachten. Bei der letzteren Art beschreibt Kitzler (1941) ein „symbolisches Abbeißen". In diesem Verhalten sieht die Autorin wohl zu Recht ein ursprüngliches Abwehrverhalten, welches eine vollkommene Bedeutungsumkehr erfahren hat. Ähnlichen Bedeutungswandel erfuhren das rasche Kopfnicken der Mauereidechsen und möglicherweise auch das Schwanzzittern (vgl. S. 143).

Der Flankenbiß besitzt bei der Lacertenpaarung keine funktionelle Notwendigkeit. Das beweisen einerseits Tiere mit ähnlicher äußerer Morphologie und anderer Kopulationsform, andererseits auch *L.-hispanica*-Männchen, wenn sie bei der Paarung das Weibchen mit den Vorderbeinen festhalten (Abb. 3 m). In dieser Haltung „könnten" sie auf den zusätzlichen Flankenbiß verzichten, wenn sie „wollten".

Wenn der Flankenbiß nicht funktionell zu erklären ist, aber — soweit bekannt — von allen Lacerten gezeigt wird, kann die Erklärung nur stammesgeschichtlicher Art sein. Wie wir sahen, müssen bei den *Lacerta*-Arten besonders die Männchen während der Paarung die aggressiven Antriebe in ritualisierte Bahnen lenken. Dazu dient zunächst das Imponieren, dann der Schwanzbiß, der z. B. bei *L. sicula* recht hoch ritualisiert ist, bei *L. vivipara* und *L. hispanica* wohl auftreten kann, aber nicht muß; bei den letzteren Arten erfolgt statt dessen manchmal ein Nackenbiß, der besonders bei *L. vivipara* so heftig sein kann, daß er für uns vom Aggressionsbiß nur durch die darauffolgende Paarung zu unterscheiden ist. Auch Arten, zu deren Normalverhalten das Schwanzbeißen gehört, zeigen ausnahmsweise statt dessen den Nackenbiß. Ich konnte das bei *L. sicula* beobachten, Leydig (1872) bei *L. agilis* und Kitzler (1941) bei *L.* viridis.

Ähnliches gilt auch für *L. melisellensis;* nach Kramer (1937) kann vor der Paarung das Männchen „auch eine andere Körpergegend" (als Schwanz oder Flanke) zu fassen bekommen.

Das Vorspiel kann also weitgehend variieren; die Kopula selbst aber ist, was den Flankenbiß angeht, immer gleich. Dieser Rest von Aggressionsverhalten wird offenbar so leicht nicht aufgegeben.

Sahen wir bereits, daß wichtige Elemente des Imponierens und Kämpfens vom Beuteerwerb abstammen, so hat sich nun gezeigt, daß sich entscheidende Elemente des männlichen Paarungsverhaltens vom Aggressionsverhalten herleiten. Die synoptische Darstellung von Beuteerwerb, Aggressions- und Paarungsverhalten läßt eine interessante Periodizität zutage treten:

3. Balz	↑	Imponieren	Ergreifen (Schwanzbiß, Flankenbiß)	Schütteln (fällt meist aus)
2. Aggression		Imponieren	Ergreifen	Schütteln
1. Beuteerwerb		Intentionshaltung	Ergreifen	Schütteln

——————————————————→

Handlungsablauf

Wir finden hier eine bestimmte Handlungskette beim selben Tier auf drei verschiedenen Ebenen wieder.

Paarungsnachspiel

Wie bereits auf S. 129 beschrieben und in Abb. 3 d dargestellt, hält das Männchen von *L. sicula* (jedenfalls bei den hier untersuchten östlichen Populationen) nach der Kopula das Weibchen noch einige Minuten im Flankengriff fest. Ob dieses merkwürdige Nachspiel auch im Freiland, wo ich es in einem Falle beobachten konnte, die Regel ist, muß offen bleiben, da die ernsthaft balzenden Paare sich stets in dichter Vegetation der Beobachtung entzogen. Kramer (1937), der dieses Nachspiel nicht erwähnt, berichtet von einer Freilandbeobachtung, „daß ein Männchen sein Weibchen minutenlang wie ein apportierender Jagdhund die Beute quer im Maul mit sich herumtrug, von Zeit zu Zeit die Begattung versuchend." Möglicherweise war hier gerade eine Kopulation vorausgegangen. Während des Nachspiels konnte ich bei *L. sicula* allerdings nie einen Kopulationsversuch beobachten.

Obgleich es bei den anderen diesbezüglich bekannten Arten kein derartiges Nachspiel gibt, kann uns ein Vergleich mit deren Nachpaarungsverhalten weiterhelfen (6). Für *L. agilis* beschreibt Kitzler (1941) eine auch bei anderen Arten vorkommende „Nachfolgereaktion" des Männchens.

Bei *L. vivipara* und *L. melisellensis* konnte ich in je einem Falle ein ausgesprochen aggressives Verfolgen durch das Männchen nach der Kopula beobachten. Bei *L. sicula* folgte heftiges Nackenbeißen, in einem Fall sogar auf das Nachspiel. Dieses Männchen allerdings, das ich erst drei Wochen zuvor aus der Winterruhe geweckt und meist isoliert gehalten hatte, verhielt sich auch dadurch ganz ungewöhnlich, daß es vor und nach der Paarung zeitweilig ungehemmt vor dem Weibchen floh. Im allgemeinen verhalten sich alle hier untersuchten Arten nach der Paarung jedoch friedlich. Wenn das Männchen sofort erneut balzt, dann weniger ausgeprägt als vor der Paarung.

Auf die Kopula folgende erneute Begattungsversuche seitens des Männchens beschreibt Weber (1957) bei *L. muralis* als Normalfall; eine neue Paarung wird aber vom Weibchen nicht zugelassen. Bei meinen *L. hispanica* war bei einem solchen Versuch das Männchen trotz Abwehr des Weibchens erfolgreich. In anderen Fällen blieben die Tiere nach der Paarung ruhig.

Diese Beobachtungen führen zu folgenden Feststellungen:

1. Unmittelbar nach der Begattung ist der Antrieb zur Paarung beim Männchen keineswegs immer erschöpft, sondern scheint erst langsam auszuklingen.
2. Der Aggressionstrieb des Männchens wird durch die stattgefundene Paarung oft erst aktiviert, jedenfalls nicht unterdrückt.

L. sicula hat, verglichen mit den anderen hier untersuchten Arten, entschieden die kürzeste Paarungsdauer (vgl. Abb. 3). Eine solche zeitliche Verkürzung des Paarungsaktes hat sicherlich einen Selektionsvorteil (während der Paarung hohe Gefährdung durch Freßfeinde). Eine allgemeine Verringerung des Sexualtriebes würde zu selteneren Paarungen führen und wäre von selektionistischem Nachteil. Es sieht aus, als hätte *L. sicula* folgenden Ausweg beschritten (der gewiß nicht der einzig denkbare ist): Das Männchen reagiert seine durch die Verkürzung der Kopula noch reichlich vorhandene Antriebsenergie „planmäßig" während des Nachspiels ab. Im Falle einer Gefährdung von außen kann dieses schneller als eine Kopula abgebrochen werden.

Diskussion

Es ist eine oft bestätigte Ansicht, daß die „Drohbalz" (Mertens 1946) eines der Partner unter anderem die Aufgabe hat, den Aggressionstrieb — der auch durch den Geschlechtspartner aktiviert wird — in ritualisierte Bahnen zu lenken, damit überhaupt eine Paarung stattfinden kann.

Beim Weibchen, welches bei den meisten Tierarten — so auch bei den Eidechsen — den untergeordneten Partner darstellt, wird außer dem Aggressions- und dem Paarungstrieb der Fluchttrieb aktiviert; dieser muß ebenfalls in eine die Paarung ermöglichende ritualisierte Bahn gelenkt werden.

Im Gegensatz zu vielen in dieser Hinsicht gut untersuchten Fischen und koloniebrütenden Vögeln ist bei den Eidechsen die Aggressivität, die eine Voraussetzung zur Territorialität ist, nicht zur Gründung und Aufrechterhaltung eines Brutreviers entwickelt, vielmehr scheint sie der optimalen Verteilung sämtlicher Individuen im gesamten zur Verfügung stehenden Lebensraum zu dienen.

Die daraufhin im Rahmen dieser Arbeit untersuchte *L. sicula* ist in diesem letzteren Sinne territorial. Dasselbe gilt für andere, bezüglich ihres

Ortsverhaltens beobachtete Mauereidechsen (*L. muralis,* Weber 1957; *L erhardi,* Gruber und Schultze-Westrum 1971).

In einem Biotop, in dem die Nahrung der die Populationsdichte begrenzende Faktor ist, hat die auf dem Kampf—Fluchtsystem basierende mehr oder weniger strenge Territorialität zweifellos eine erhebliche arterhaltende Bedeutung. Anders liegen die Verhältnisse bei einem Reptil, das nicht nur bis ins Hochgebirge, sondern auch nördlich bis über den Polarkreis vorstößt. Hier liegt der populationsbegrenzende Faktor weniger im Nahrungsangebot (umgekehrt wie bei einem Warmblütler ist ja bei einem Reptil der Stoffwechsel bei niedrigen Temperaturen verschwindend gering) als vielmehr in physikalischen Faktoren, nämlich den meist niedrigen Temperaturen. Eine Anpassung an diese Gegebenheiten ist die Ovoviviparie, eine andere liegt im Ortsverhalten dieser Eidechsen.

Bei der meist niedrig stehenden nördlichen Sonne sind mikroklimatisch günstige Reviere besonders in Waldgebieten (*L. vivipara* heißt zu Recht auch Waldeidechse) selten. Ein streng territorialer Revierinhaber würde hier alle Rivalen in die auf die Dauer unbewohnbare Umgebung vertreiben. Dieses wiederum würde zu einer für die Erhaltung der Art gefährlich dünnen Population führen. So aber können auf einem wenige qm großen Raum mehrere Männchen und Weibchen wohnen. An heißen Tagen, an denen der Nahrungsbedarf hoch ist, unternehmen sie Streifzüge in die reichlich Nahrung bietende Umgebung.

Für *L. vivipara* besteht also — im Gegensatz zu den in warmen Klimaten beheimateten Eidechsen — ein gegen strenge Territorialität gerichteter Selektionsdruck, was mit folgenden Konsequenzen verknüpft ist:

1. Mit der ausgeprägten Territorialität entfällt auch die Notwendigkeit ausgeprägter Aggressivität: *L. vivipara* ist die friedlichste der hier behandelten Eidechsen.
2. Bei geringer Aggressivität entfällt auch die Notwendigkeit, diese bei der Balz in ritualisierte Bahnen zu lenken: *L. vivipara* hat die einfachste Paarungsform.
3. Eine solche Art kann schließlich auf mit Aggression u. Balz zusammenhängende Ausdrucksbewegungen verzichten: *L. vivipara* ist entschieden die ausdrucksärmste der hier behandelten Arten.
   Beim derzeitigen Wissensstand erscheint es unmöglich, Auskunft darüber zu geben, ob diese primitiv erscheinenden Eigentümlichkeiten von *L. vivipara* primärer Natur sind oder sekundär in Anpassung an ihren Biotop entstanden sind.

Zusammenfassung

Aus der Untersuchung des Verhaltens von *Lacerta sicula, L. melisellensis, L. hispanica* und *L. vivipara* ergibt sich folgendes:

1. Die Handlungsformen der Paarungseinleitung sind dem agonistischen Verhalten entlehnt, und zwar beim Männchen dem Imponieren und beim Weibchen dem Beschwichtigen.

2. Das Imponieren besteht bei *Lacerta* aus mehreren Ausdruckskomponenten, die bei den verschiedenen Arten unterschiedlich stark ausgebildet sind. Sie werden im einzelnen von verschiedenen stammesgeschichtlichen Wurzeln hergeleitet:

Kehlwölbung von verstärkter Atmung; Durchdrücken der Beine, laterale Rumpfabplattung und Senken der Schnauzenspitze von der Zustoßintention; Nicken langsamer Frequenz vom Zustoßen; die Breitseitsstellung zum Partner ist als Resultierende aus Flucht und Angriff zu verstehen.

3. Das Beschwichtigen besteht ebenfalls aus verschiedenen Ausdruckskomponenten, die verschiedenen Wurzeln entspringen:

Treteln (schnelle Bewegung mit den Vorderbeinen ohne Lokomotion) leitet sich vom Laufen her; Kopfnicken rascher Frequenz vom Zustoßen; die Kopfrichtung zum Partner mit plötzlichen seitlichen Abweichungen ist als Konflikt zwischen Angriffs- und Fluchtintention erklärbar. Schwanzbewegungen kommen in vielfältigen Erregungszuständen vor und haben vielleicht keine ursprüngliche Funktion.

4. Alle diesbezüglich bekannten *Lacerta*-Männchen halten vor und während der Paarung das Weibchen mit den Kiefern in der Flanke fest. Dieser Flankenbiß ist zum Festhalten nicht unbedingt erforderlich; er wird stammesgeschichtlich gedeutet und über den Aggressionsbiß vom Beutebiß abgeleitet.

5. Soweit bekannt, halten *sicula*-Männchen als einzige *Lacerta*-Art nach der Paarung das Weibchen, welches sich dabei ruhig verhält, noch mehrere Minuten lang fest. Man hat Grund anzunehmen, daß noch vorhandene Aggressions- und Paarungsantriebe auf diese Weise aufgezehrt werden. Die Paarungsdauer ist bei dieser Art mit einer halben Minute relativ sehr kurz, was als Selektionsvorteil zu verstehen ist.

6. *L. sicula* erwies sich bei Studien auf einer dichtbevölkerten kleinen Insel als territorial; Männchen dulden Weibchen in ihrem Revier. Die Tiere entfernen sich hier nur bis zu wenigen Metern vom Zentrum ihres Territoriums.

7. Der Aktionsraum von *L. vivipara* (bei Männchen wie Weibchen) überspannt an heißen Tagen in der Regel zahlreiche Wohnplätze von Artgenossen. Männchen entfernen sich bis mindestens 50 m von ihrem eigenen Wohnplatz, wie mit Radioisotopenmarkierung nachgewiesen wurde.

8. Die im Verhältnis zu anderen Arten auffallende Ausdrucksarmut von *L. vivipara* wird ebenso wie ihre Ortsgewohnheiten auf ökologische Faktoren (niedrige Temperaturen im Lebensraum dieser Art) zurückgeführt.

Summary

Ethological studies in some European Lizards

The behaviour of the lizards *Lacerta sicula, L. melisellensis, L. hispanica* and *L. vivipara* has been studied. The following facts were found:

1. The forms of action in courtship display are derived from agonistic displays, in male from threatening, in female from appeasement display.

2. Threat display of *Lacerta* consists of several components of expression being differently developed in the different species. In detail they are derived from diverse evolutionary origins:

Curvature of throat from intensified respiration; straightening of legs, lateral flattening of the body and vertical declination of the nose from the intention of pushing to an object; nodding of small frequency from pushing to an object; the broadside orientation to the partner is understandable as resultant from aggression and avoidance.

3. Appeasement behaviour consists of diverse components of expression as well, which derive from different roots:

Treteln (fast movement of the forelegs without locomotion) is derived from rushing; nodding of high frequency from pushing towards an object. The head's direction and the sharp horizontal declinations to the partner are to be understood as an approach avoidance conflict. An original importance of the tail shivering is hard to find; tail movements are to be seen in many situations of being stirred up.

4. All male specimen of *Lacerta* — as far as we know them — keep a tight grasp of the female's flank with their jaws before and during copulation (fig. 3). This behaviour, which is not to be regarded as a functional necessity, is derived from aggressive biting which in turn is linked to biting motivated by prey.

5. *L. sicula* is — as far as known — the only species whose males hold fast the females some minutes even after copulation, the female keeps quiet during this time. It is argued that the impulses of aggression and copulation are thus consumed in *L. sicula*. The duration of copulation in this species (c. $^1/_2$ min) is relatively short, which is understandable as an advantage in selection.

6. *L. sicula* proved to be territorial in a densely populated small island; male tolerate females in their territories. Both sexes move away only a few meters from the center of their range.

7. The action radius of *L. vivipara* is more than 50 meters in hot days; this could be shown by tracer technique. Males and females usually cross the ranges of various other individuals of their species.

8. Compared with the other species *L. vivipara* is very poor in expression; this and its vagility is regarded as a consequence of ecologic factors (low temperatures) in its habitat.

Literatur

Buschinger, A., und B. Verbeek (1970): Freilandstudien an Ta-182-markierten Bergeidechsen (*Lacerta vivipara*). — Salamandra 6, 26—31.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1969): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 2. Aufl. München (Piper & Co.).

Ferguson, G. W. (1970): Mating Behaviour of the Side-blotched Lizards of the Genus *Uta* (Sauria: Iguanidae). — Anim. Behav. 18, 65—72.

Fischer, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). — Z. Tierpsychol. 22, 247—304.

—, K. (1961): Untersuchung zur Sonnenkompaßorientierung und Laufaktivität von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis* Laur.). — Z. Tierpsychol. 18, 450—470.

Gruber, U. F., und Th. Schultze-Westrum (1971): Zur Taxonomie und Ökologie der Cykladen-Eidechse (*Lacerta erhardii*) von den Nördlichen Sporaden. — Bonner Zool. Beitr. 22, 101—130.

Hediger (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. — Biol. Zbl. 54, 21—40.

Hinde, R. A. (1966): Animal Behaviour. London (McGraw-Hill).

Kitzler, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. — Z. Tierpsychol. 4, 353—402.

Klingelhöffer, W. (1931): Terrarienkunde. Braunschweig (G. Wenzel).

Kramer, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. — Z. Morphol. u. Ökol. Tiere. 32, 752—783.

Leydig, F. (1872): Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen (H. Laupp).

Leyhausen, P. (1965): Über die Funktion der relativen Stimmungshierarchie, dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren. — Z. Tierpsychol. 22, 412—494.

Lorenz, K. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. — Verh. D. Zool. Ges. 12, 69—102.

Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktion der Reptilien. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 471, 1—108.

Morris, D. (1957): "Typical Intensity" and its Relation to the Problem of Ritualisation. — Behaviour 11, 1—12.

Mortensen, Chr. C. (1887): Die Begattung der *Lacerta vivipara* Jacq. — Zool. Anz. 10, 461—464.

Tinbergen, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden". — Z. Tierpsychol. 16, 651—665.

Weber, H. (1957): Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). — Z. Tierpsychol. 14, 448—472.

Wickler, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In Heberer, G. (ed.): Die Evolution der Organismen. I, 420—508, 3. Aufl. Stuttgart (G. Fischer).

Anschrift des Verfassers: Dr. Bernhard Verbeek, 58 Hagen, Feldmarkweg 8.

(Wissenschaftliche Ergebnisse der Südamerika-Forschungsreise Dr. K. H. Lüling 1970/71)

Cnesterodon decemmaculatus (Pisces, Poeciliinae) und seine Begleitfische in der Provinz Buenos Aires, Argentinien

Von

KARL HEINZ LÜLING, Bonn

I. Einleitung

In der zweiten Hälfte des Jahres 1970 weilte ich zu fischkundlichen Untersuchungen am mittleren Rio Paraná (Prov. Santa Fé) und in der Provinz Buenos Aires. Dort ist in der Umgebung des riesigen Ballungsraumes Groß-Buenos Aires (mit Vororten 8 Millionen Einwohner) wie in der ganzen Provinz der im männlichen Geschlecht nur knapp 4 cm lang werdende Zahnkärpfling *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842), den die Amerikaner den „Ten-spot Live-bearer", die Argentinier „Madre del agua, Madrecita del agua" und „Pechito" nennen, der häufigste Kleinfisch. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen zur Ökologie dieser Art seien hier kurz zusammengefaßt.

II. Eigene Untersuchungen

Jeder schmale Entwässerungsgraben mit seinem leicht milchig grauen Wasser, an dessen feuchten Ufern im Südfrühling (September, Oktober) die in Südamerika eingeschleppte Schwertlilie *(Iris pseudacorus)* ihre gelben Blüten emporreckt, und jeder nicht gänzlich ausgetrocknete Wasserlauf südlich des ausgedehnten Delta des Paraná, mag er noch so verkrautet sein, ist belebt von vielen Tausenden Exemplaren des *Cnesterodon decemmaculatus*. Selbst in den Entwässerungsgräben nahe bei und zwischen den Ortschaften — wenn sie durch menschlichen Einfluß nicht allzu verschmutzt sind — wimmelt es von diesen anspruchslosen Cyprinodonten. Auch in den flachen, aber oft sehr langgestreckten Regenwassersenken mit ihrem transparenten, aber leicht teefarbigen Wasser, in dem der kleine Blaue Fächerfisch, *Cynolebias bellottii,* und sein beträchtlich größerer und schlankerer Verwandter *Cynolebias elongatus* vorkommen, ist *Cnesterodon decemmaculatus* gelegentlich zu Hause, wenn diese Gewässer den winzigen Fischchen die Möglichkeit bieten, der Austrocknung im Dezember, Januar und Februar wenigstens in beschränkter Individuenzahl aktiv zu entfliehen. Manche der teefarbigen Regenwassersenken stehen nämlich mit Abwasserkanälen oder -gräben in Verbindung, die freilich auf dem Höhepunkt der heißen Monate unter einer darüber fast geschlossenen Sumpfpflanzendecke manchmal auch nur noch ganz flaches Wasser führen. Von den Gräben, die mit dem lehmtrüben Wasser des südlichsten Mündungsarmes des Paraná, dem Rio Luján, direkt in Verbindung stehen, bis zum teefarbigen Wasser der *Cynolebias*-Biotope kommt also der „Millionenfisch" *Cnesterodon decemmaculatus* vor. Allerdings ist dabei zu beachten, daß er in dem teefarbigen Wasser der *Cynolebias-bellottii*-Regenwassersenken von mir längst nicht so zahlreich wie in dem leicht milchig grauen Wasser der verkrauteten Gräben gefangen werden konnte, offenbar, weil der *Cynolebias*-Biotop nicht annähernd reich genug an portionstüchtiger Kleinnahrung für eine so individuenstarke *Cnesterodon*-Population ist. Natürlich sind die *Cnesterodon decemmaculatus* in den weitflächigen Gewässern der *Cynolebias*-Biotope auch nicht so dicht zusammengedrängt wie in den stark verkrauteten Gräben mit leicht milchig grauem Wasser.

Nur wenige Schritte von meiner Unterkunft im September/Oktober 1970 zieht sich hinter dem Gelände der San-Salvador-Universität (Instituto Latino Americano de Fisiologia y Reproducción „ILAFIR") bei dem Vorort San Miguel ein etwa 3—4½ m breiter, stark verkrauteter Entwässerungsgraben durch ebenes, mit Gras bewachsenes Gelände. Wenn ich mit einem breiten Handnetz in nur wenigen und kurzen Schüben zwischen den Sumpfpflanzen in das seichte Wasser griff, hatte ich augenblicklich den Boden des Netzes voll von silbrig blitzenden *Cnesterodon decemmaculatus* (Abb. 1): so dicht zusammengedrängt lebt dort diese Fischart in der Zeit des fallenden Wassers.

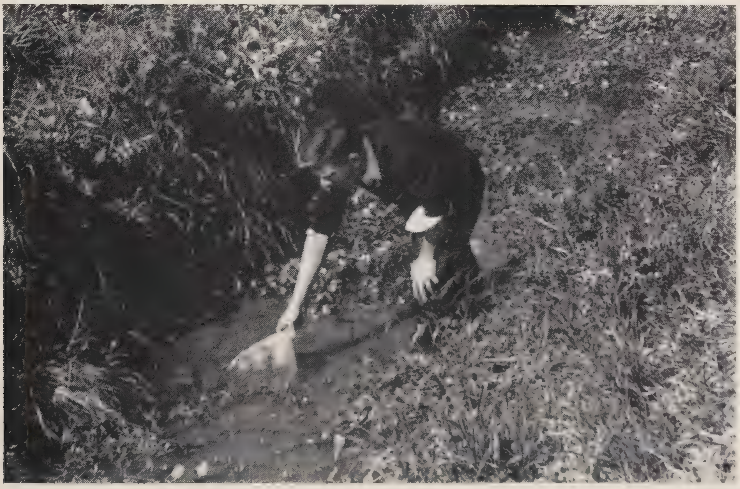


Abb. 1. Stark verkrauteter, eutrophierter Graben mit leicht milchig grauem Wasser; Biotop von *Cnesterodon decemmaculatus* in der Provinz Buenos Aires (Argentinien)

Die Untersuchung des milchig grauen Grabenwassers führte zu folgender Analyse:

Durchsichtigkeit: opal		Oxydierbarkeit	
Farbe: hellgelb		$KMnO_4$-Verbrauch	43 mg/l
Bodensatz: braunsandig		Elektr. Leitfähigkeit	310 μS
Geruch: o. B.		pH-Wert	6,5
Nitrat-Ion (NO_3^-)	15,1 mg/l	(M) Alkalität	3,0 ml
Nitrit-Ion (NO_2^-)	0,0 mg/l		nHCl/l
Ammonium-Ion (NH_4^+)	Spuren	Karbonathärte	5,0° d
Phosphat-Ion (PO_4^{---})	1,5 mg/l	Nichtkarbonathärte	0,0° d
Chlorid-Ion (Cl^-)	25,6 mg/l	Gesamthärte	5,0° d
Mangan-Ion (Mn^{++})	0,0 mg/l	Eisen-Ion (Fe^{++})	0,3 mg/l

Das Wasser im *Cynolebias*-Biotop, das in seinem chemischen Verhalten in gewissen Grenzen schwankt, besonders auch im pH-Wert, der auch weit höher über dem Neutralpunkt liegen kann, zeitigte bei einer Probe vom 13. 10. 70 (Zeit, bevor das Wasser zu fallen beginnt) folgende Analyse:

Durchsichtigkeit: klar		Oxydierbarkeit	
Farbe: hellbraun-transparent		$KMnO_4$-Verbrauch	196 mg/l
Bodensatz: braunflockig		Elektrische Leitfähigkeit	726 μS
Geruch: o. B.		pH-Wert	6,5
Nitrat-Ion (NO_3^-)	0,0 mg/l	(M) Alkalität	4,0 ml
Nitrat-Ion (NO_2^-)	0,0 mg/l		n HCl/l
Ammonium-Ion (NH_4^+)	1,0 mg/l	Karbonathärte	5,0 °d
Phosphat-Ion (PO_4^{---})	1,5 mg/l	Nichtkarbonathärte	0,0 °d
Chlorid-Ion (Cl^-)	99,4 mg/l	Gesamthärte	5,0 °d
Mangan-Ion (Mn^{++})	0,1 mg/l	Eisen-Ion (Fe^{++})	Spuren

Es ist klar-transparent aufgrund der völligen Stagnation. Als Zeichen eines reduzierten Stoffwechsels (Fäulnis am ergrünten Boden bei Neubespannung des Gewässers zu Beginn der regenreicheren Zeit, Absterben der Grasnarben, feine, dicke Detritusschicht am Gewässerboden) ist der Nitratgehalt auf 0 zrückgegangen. Als weiteres Zeichen des reduktiven Stoffwechsels und infolge des Absterbens der Grasnarben im *Cynolebias*-Biotop ist der $KMnO_4$-Verbrauch (als Meßwert der im Wasser vorhandenen organischen, oxydierbaren Substanzen) stark erhöht.

Bei dem zum Teil leicht fließenden Grabenwasser handelt es sich um ein weiches, eutrophiertes Wasser, das als Oberflächenwasser nach Ausweis des Nitrat- und Phosphatgehaltes durch landwirtschaftliche Nutzungsvorgänge beeinflußt worden ist. Der $KMnO_4$-Verbrauch spricht dafür, daß ein Teil der Trübung aus organischen Substanzen besteht; so ist es möglich, daß die Trübung zum Teil auf Algenwachstum zurückzuführen ist; ein Teil kann auch aus natürlicher Düngung bestehen.

Die starke Algenentwicklung sorgt für ein großes Angebot von Fischnährtieren (in erster Linie Culicidenlarven) und macht damit die außerordentlich individuenstarken Populationen von *Cnesterodon decemmaculatus* erst möglich.

C. decemmaculatus spielt als Vertilger der aus den Eiern geschlüpften Culicidenlarven eine Rolle. Darminhaltuntersuchungen an zwei Dutzend

Fischen ergaben, daß bei allen Tieren die Därme mit Culiciden-Chitinstückchen reichlich gefüllt waren. Diese Zahnkärpflinge sorgen dadurch wohl mit dafür, daß sich die Stechmückenplage an der Peripherie von Buenos Aires in mäßigen Grenzen hält. Sollten aber die Gräben noch weiter verschmutzen (Faulschlammbildung — starke O_2-Zehrung, wovon die Mückenlarven als Verbraucher der atmosphärischen Luft unbeeinflußt bleiben), dann werden die Bestände an *Cnesterodon decemmaculatus* abnehmen, so daß die Stechmücken sich voraussichtlich stark vermehren könnten.

Die Gräben sind an manchen Stellen in der zweiten Hälfte des Oktober bereits bis zum Boden ausgetrocknet; an anderen Stellen ist nur noch ganz flaches Wasser vorhanden unter einer geschlossenen Decke von Sumpfpflanzen, bei denen es sich um die Umbelliferen *Hydrocotyle leucocephala* oder *H. ranunculoides* handelt. An manchen Stellen wächst auch die Binse *Eleocharis* cf. *nodulosa* in das z. T. austrocknende Wasser hinein. Aber auch unter der geschlossenen Decke von Sumpfpflanzen tummeln sich die Scharen des *Cnesterodon decemmaculatus.* Hier sind sie sogar vor der in der zweiten Hälfte des Oktober oft bereits sehr starken direkten Sonneneinstrahlung geschützt. Wir haben ja in der zweiten Hälfte des Oktober oft bereits Temperaturen von fast 25° C oder sogar darüber (am 25. 10. 70 zum Beispiel Höchsttemperatur mittags 26,7° C; niedrigste Temperatur in der zweiten Nachthälfte 13,5° C).

Trocknet dann das Wasser in noch höherem Grade aus, wie es mit Sicherheit eintritt, so geht an diesen Stellen die Population restlos zu Grunde, wenn sie von anderen in dieser Hinsicht günstigeren Stellen isoliert sind. Solche günstigeren Stellen liegen unter den vielen betonierten Brükken, wie sie an vielen Stellen die oft mehrere Kilometer langen Gräben überspannen; hier ist der Graben meist auch am Boden betoniert, und hier verdunstet das Wasser auch während der stärksten Austrocknung nicht restlos. Der dort zusammengedrängte Populationsteil kann somit überleben, und er ist es, aus dem sich die Population nach den heißen Monaten regeneriert.

Obwohl *Cnesterodon decemmaculatus* ein typischer Kleinbiotop-Bewohner ist, scheint er gegen plötzliche Temperaturschwankungen recht empfindlich zu sein. Eine Kollegin, die Tiere fing, um mit ihnen zu experimentieren, verlor viele frisch gefangene *Cnesterodon,* als sie sie um die Mittagszeit aus 25° C warmen Wasser in nur um 3° C kühleres Leitungswasser überführte. Diese Empfindlichkeit gegenüber schnellen Temperaturschwankungen ist vielleicht auch ein Grund dafür, daß dieser Millionenfisch in den *Cynolebias-bellottii*-Biotopen, über die weniger ungehindert als über die tiefer eingeschnittenen Gräben oft der kühle Südostwind streicht, viel individuenschwächer ist. Die seitlich der Gelegezonen mit weiten unbedeckten Freiwasserflächen ausgestatteten *Cynolebias*-Gewässer schwanken in den Temperaturen kurzfristig zwischen Tag und Nacht besonders stark.

An den ganz schwach strömenden Stellen am Eingang der Entwässerungsgräben in kleine Nebenflüsse vergesellschaftet sich *Cnesterodon decemmaculatus* mit seinem besonders im weiblichen Geschlecht größer werdenden Verwandten *Jenynsia lineata*, der flußwärts in Ufernähe im nicht zu stark strömenden Wasser offenbar dominiert, hier aber sicherlich lange nicht die Individuenzahlen seines kleinen Vetters erreicht. *Jenynsia lineata* wird von den Argentiniern ebenfalls „Madre del agua", aber auch „Overito, Pechito" und „Pez viviparo" genannt.

In den Gräben mit leicht milchig grauem Wasser lebt *Cnesterodon decemmaculatus* — besonders in etwas größeren Gräben und an Stellen mit etwas ausgedehnterem freien Wasser — zusammen mit dem dunkel olivbraunen bis grünlichen Wels *Corydoras paleatus* (Abb. 2) und dem anspruchslosen Panzerwels *Callichthys callichthys* (Abb. 3). Dieser ist vom Sauerstoffgehalt des Wassers völlig unabhängig, denn er schluckt Luft vom Wasserspiegel und veratmet sie im Darm. Außerdem ist *Callichthys callichthys* in der Lage, nachts über Land zu kriechen, wenn der Boden feucht und die Luftfeuchtigkeit hoch ist. Auf diese Weise kann er vor einer restlosen Austrocknung seines Gewässerabschnittes fliehen.

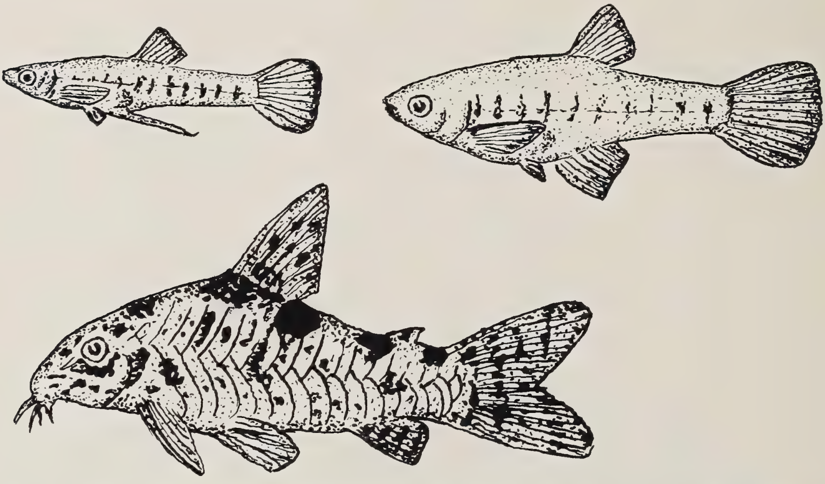


Abb. 2. Oben: *Cnesterodon decemmaculatus*, Männchen und Weibchen; unten der marmorierte Panzerwels *Corydoras paleatus*
(Zeichnungen nach Exemplaren aus Grabengewässern der Provinz Buenos Aires)

In den gleichen Gräben mit leicht milchig grauem Wasser lebt *Cnesterodon decemmaculatus* ferner mit dem südamerikanischen Kurzschwanzaal *Synbranchus marmoratus* (Abb. 4) zusammen. Dieser aalförmige Fisch ohne Brustflossen führt ein amphibisches Leben an der Land-Wassergrenze und in dem Sumpfpflanzengewirr der stark verkrauteten Gräben und veratmet

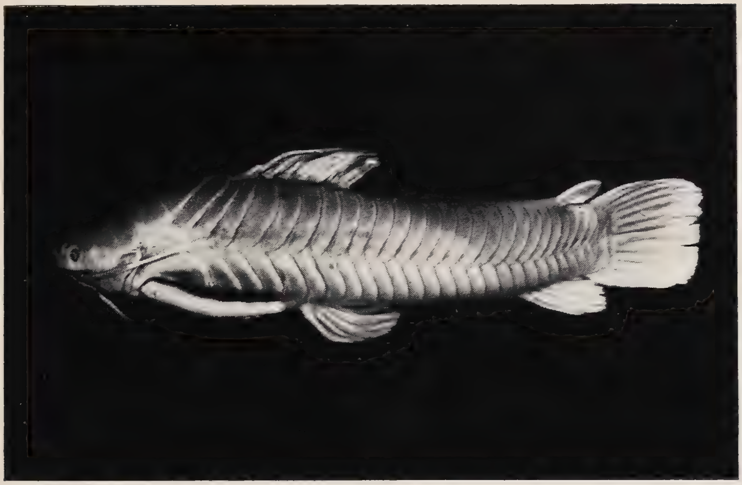


Abb. 3. Panzerwels *Callichthys callichthys*, Männchen aus Grabengewässern der Provinz Buenos Aires

(übrigens neben der Kiemenatmung — die Kiemenblättchen sind sogar auch an Land im Feuchten funktionsfähig: eine große Ausnahme bei Fischen! —) in der dehnbaren Rachenhöhle atmosphärische Luft. Es ist sicher, daß manche *Cnesterodon*, besonders auch die größeren trächtigen Weibchen, von heranwachsenden Kurzschwanzaalen gefressen werden.

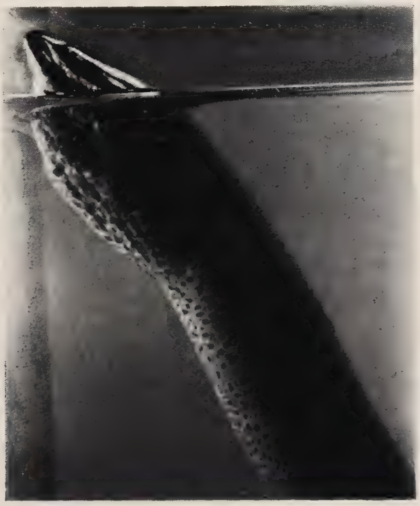


Abb. 4. *Synbranchus marmoratus* mit geschwollener Rachen- und Kiemenregion bei der Aufnahme atmosphärischer Luft vom Wasserspiegel

In den genannten Gräben fand ich weiter neben den Scharen von *Cnesterodon* zahlreiche Kaulquappen, vornehmlich von der Kröte *Bufo arenarum* und dem stattlichen Frosch *Leptodactylus ocellatus*. Sicherlich sind auch die Kaulquappen anderer, kleinerer *Leptodactylus*-Arten dort vertreten.

Diese Kaulquappen stellen für *Cnesterodon decemmaculatus* wohl kaum wirkliche Nahrungskonkurrenten dar, da vegetarische Nahrung überreich vorhanden ist. Mitte Oktober waren die meisten Kaulquappen schon ziemlich herangewachsen, und einige hatten schon Extremitäten.

Manchmal gehen junge Burschen mit einem Stock und einer Leine, an der ein Stückchen Fleisch befestigt ist, zum *Cnesterodon* — Biotop und halten das Fleischstückchen zwischen die Sumpfflanzen. Der stattliche *Leptodactylus ocellatus* beißt sich an dem Köder fest und kann so gefangen werden.

In der Nacht vom 16. zum 17. Oktober 1970 gingen unter starken Gewittern außerordentlich starke Regenfälle über die Provinz Buenos Aires nieder, nachdem es Tage vorher tagsüber sehr trocken und sonnig gewesen war. Ein heftiger, fast explosionsartiger Paarungstrieb erfaßte die Kröte *Bufo arenarum*. In zahlreichen Exemplaren zog sie aus der Sumpfvegetation über Land zum Teil auf einen künstlichen Wassergraben zu, der rings um das turmartige Gebäude des Astronomischen Observatoriums der San-Salvador-Universität angelegt ist. Dort im Wasser erscholl dann, selbst noch in der Helligkeit des Morgens, der laute trommelnde Paarungsruf der Kröten aus kuglig aufgeblasenen Kehlen. Kopulierende Krötenpaare waren noch stundenlang am frühen Vormittag im Wasser zu sehen (Abb. 5), und von den Goldfischen, die in diesem künstlichen, ausbetonierten Graben ausgesetzt waren, mußten zwei mittelgroße Tiere ihr Leben lassen: sie wurden in blinder Fehlkopulation zu Tode geritten! Es war leicht, diesen Paarungsrausch von *Bufo arenarum* (mitsamt den zwei geschundenen Goldfischen) zu photographieren. —

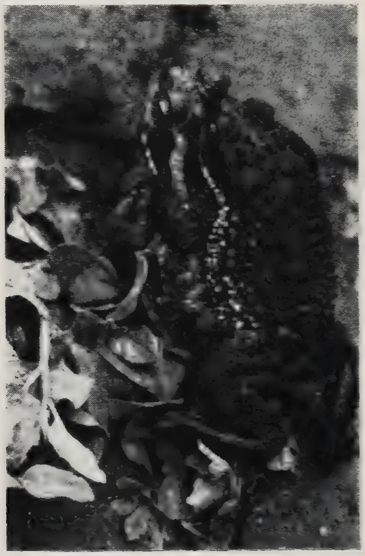


Abb. 5. Copula von *Bufo arenarum* in ganz flachem, leicht trüben Grabenwasser (Provinz Buenos Aires; Mitte Oktober 1970)

Cnesterodon decemmaculatus ist in beiden Geschlechtern alles andere als ein farbenreicher Fisch, aber die Leibeshöhle ist intensiv silbrig ausgekleidet und irisiert, je nach dem Lichteinfall, etwas bläulich-violett bis rosa. Die Augenkugeln sind besonders nach oben hin ebenfalls silbrig, und die hinteren Partien der Opercula blitzen im klaren Wasser silbrig auf. Diesem Silberglanz wird im trüben Wasser zum Finden der Geschlechter eine biologische Bedeutung zukommen. Der ganz intensiv blitzende Silberglanz an den Körperseiten und den Operculi der agilen Männchen ist offensichtlich ein Schlüsselreiz bei der Kopulation.

An den Körperseiten heben sich die schwarzen Querstreifen kontrastreich ab. Diese können allerdings je nach Alter, Verfassung und Stimmung der Tiere fast ganz verblassen.

III. Zusammenfassung

Dargestellt wird der Biotop des Poeciliinae *Cnesterodon decemmaculatus* in der Provinz Buenos Aires (Argentinien).

Es handelt sich um stark verkrautete Gräben mit weichem, eutrophiertem, leicht milchig grauem Wasser, das als Oberflächenwasser aufgrund des Nitrit- und Nitratgehaltes durch landwirtschaftliche Nutzungsvorgänge beeinflußt worden ist. Eine komplette wasserchemische Analyse wird gegeben. Dank einer starken Algenentwicklung und eines reichen Angebotes von Fischnährtieren (besonders auch Mückenlarven) sind die Populationen dieser lebendgebärenden Kleinfische außerordentlich individuenstark. Als Verzehrer der jüngsten Larvenstadien der Stechmücken helfen sie offenbar, die Stechmückenplage an der Peripherie von Buenos Aires in mäßigen Grenzen zu halten, was sich aber ändern kann, wenn die Gräben zu stark verschmutzen und die *C. decemmaculatus*-Populationen dadurch reduziert werden.

Die Begleitfische im *Cnesterodon*-Biotop sind: *Callichthys callichthys, Corydoras paleatus* und *Synbranchus marmoratus.*

Es leben zahlreiche Kaulquappen von *Bufo arenarum* und *Leptodactylus ocellatus im Cnesterodon*-Biotop.

IV. Summary

The biotope of the viviparous Poeciliine fish *Cnesterodon decemmaculatus* in the province of Buenos Aires (Argentina) is described. The fish lives in heavily overgrown ditches with eutrophic, slightly milkish grey surface water, which contains some nitrite and nitrate owing to the agricultural activities in the region. A complete hydrochemical analysis is presented.

Owing to a rich development of algae and of animal fish food, especially of mosquito larvae, the populations of *Cnesterodon* are exceptionally large.

Since they feed on the youngest larval stadies of gnats, they are capable of limiting the number of mosquitoes in the outskirts of Buenos Aires, a situation that, however, may change, as soon as the *C. decemmaculatus* population will be reduced in numbers owing to some excessive soiling of the water in the ditches.

Fishes that live alongside *Cnesterodon* in the ditches are *Callichthys callichthys, Corydoras paleatus,* and *Synbranchus marmoratus.* There are also many tadpoles of *Bufo arenarum* and *Leptodactylus ocellatus* in the *Cnesterodon* biotope.

V. Literatur

Frey, H. (1957): Das Aquarium von A bis Z; Kap. Poeciliinae. Neumann-Verlag, Radebeul.

Lüling, K. H. (1972): The Ten-Spot Livebearer, *Cnesterodon decemmaculatus.* — Trop. Fish hobbyist, 20, p. 18—23.

Sterba, G. (1959): Süßwasserfische aus aller Welt; Kap. Cyprinodontidae. Urania-Verlag, Leipzig — Jena.

Anschrift des Verfasser: Dr. K. H. Lüling, Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164.

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn)

Die Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera)

Von

HARTWIG KUNKEL, Bonn

Modes of Defecation among Aphids (Aphidina, Hemiptera)

Einleitung

Die Aphiden gehören mit den anderen Vertretern der Pflanzenläuse (Sternorrhyncha) und den meisten Arten der Zikaden (Auchenorrhyncha) zu den einzigen Insekten, die sich in ihrer Ernährung auf den Phloemsaft der Pflanzen spezialisiert haben. Bei den Zikaden gibt es noch zwei kleinere Gruppen, die sich ausschließlich aus den Xylembahnen ernähren. Alle diese Arten zapfen also das Leitungsbahnsystem höherer Pflanzen an. Deshalb nenne ich sie „Systembibitoren" (Kunkel, 1967; -„bibitor" = Trinker, weil aktives Saugen nicht immer erforderlich ist). Konvergent bei verschiedenen systematischen Gruppen wurde sekundär die Nahrungsentnahme aus den Phloemleitungsbahnen aufgegeben. Unter den Aphiden sind es die beiden Familien Adelgidae und Phylloxeridae mit nur 4 % aller Blattlausarten, die sich jetzt auf Zellsaftvakuolen spezialisiert haben. Nicht das ganze System von Leitungsbahnen mit seinen schnellen Zuflußmöglichkeiten wird genutzt, sondern es erfolgt für einen längeren Zeitraum aus nur einer Zelle die Entnahme des Pflanzensaftes. Für diesen Typ wurde der Terminus „Lokalbibitor" vorgeschlagen.

Die Systembibitoren haben einen enormen Durchfluß an Nahrung, d. h. sie nehmen viel Saft auf und koten viel aus. Stammt die Nahrung aus dem Phloem, so ist der Kot u. a. zuckerhaltig und allgemeiner bekannt unter dem Namen „Honigtau". Ökologisch spielt er eine große Rolle: Vor allem viele adulte Dipteren und Hymenopteren sind von ihm abhängig. So erscheint er auch in den meisten Bienenhonigen und ist deshalb für die Imkerei wichtig. Die überwiegende Anzahl einheimischer Ameisenarten würde ohne diesen Kot nicht existieren können. Auf die vielfältigen Wechselbeziehungen zwischen Aphiden und Ameisen soll in einer folgenden Arbeit eingegangen werden.

Für die Erzeugerin kann die überaus große Menge eines klebrigflüssigen Kotes aber gefährlich werden. Sie selbst kann verkleben oder an der Pflanze festhaften; da die Pflanzenläuse gern in Kolonie siedeln, sind benachbarte Artgenossen ebenfalls betroffen. Katastrophal müßte sich die Kotproduktion in geschlossenen Höhlungen, etwa in Gallen, auswirken.

Durch eine Anzahl morphologischer und ethologischer Einrichtungen gelingt es aber den Pflanzenläusen, die Gefahr eines Verklebens zu vermindern oder auszuschließen. Wie folgend dargelegt wird, haben die Aphiden vor allem drei Wege beschritten, den zuckerreichen Kot unschädlich zu machen:

1. durch Auffangen in Wachsfäden,
2. durch Abspritzen,
3. durch Abschleudern.

Vorläufige Ergebnisse über das Gesamtgebiet sind bereits bei Kloft (1965) zitiert und bei Kunkel (1969) zusammengefaßt worden. Um eine möglichst breite Übersicht über solche Einrichtungen zu erlangen, untersuchte ich daraufhin über 150 Aphidenarten aus allen einheimischen Familien. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die für jene Taxa kennzeichnenden Unterschiede darzustellen.

Bildung eines in Wachsfäden gehaltenen Kottropfens am Anus

Für fast alle Systembibitoren unter den Sternorrhynchen lassen sich einige Einrichtungen beschreiben, die ihnen gemeinsam sind und mit deren Hilfe der Kot unschädlich gemacht wird. Um die Adhäsion des klebrigen Kotes am eigenen Körper herabzusetzen, werden von den Sternorrhynchen die beiden folgenden Epidermisbildungen eingesetzt: a) Produktion von Wachs, in Form von Wachsfäden und oder Wachsreif. b) Ausbildung von z. T. sehr spezialisierten Haaren (besonders auch bei evoluierten bzw. „jüngeren" Gruppen der Aphidina zu finden; sie werden weiter unten näher beschrieben). Der Kot wird in der Rectalblase gesammelt und in einem zur Körpergröße recht voluminösen Tropfen abgegeben. Wahrscheinlich wurde primär bei den Sternorrhynchen die Flüssigkeit mit großer Kraft durch die Rectalmuskularis ausgespritzt, wobei sie in kleinere Einzeltropfen zerfällt. Bei diesem Vorgang wird das Abdomenende hoch über die Körper der Koloniegefährten gehalten. Ein solches Verhalten finden wir heute nur noch bei den Coccina, Aleyrodina und den adulten Männchen der Psyllina.

Allen Aphiden ist dagegen gemeinsam, daß der Kottropfen als Ganzes aus dem Anus austritt und dort für eine gewisse, verschieden lange Zeit hängen bleibt (mögliche Ausnahme: „Abspritzen", s. u.). Dieses Hängenbleiben wird gewährleistet durch perianale Haare und ein mehr oder weniger ausgeprägtes Vorwölben des letzten, 10. Tergits (Cauda) nach hinten über das Körperende.

Bei den „alten" Familien Pemphigidae und Mindaridae (und auch bei den Adelgidae, obwohl sie Lokalbibitoren sind) ist die Bedeutung dieser Bildung nicht sehr verständlich. Ihre nur wenig das Körperende überragende Cauda trägt meistens nur zwei nach hinten gerichtete Haare. Der Kottropfen wird bei diesen Gruppen von Wachsfäden aufgefangen. Sie werden von überwiegend dorsal gelegenen sog. fazettierten Wachsdrüsen produziert, deren Aufbau und Verteilungsmuster am Körper hier nicht näher erörtert werden soll. Die Wachstumsrichtung dieser Fäden ist betont caudad.

Ich hielt z. B. *Schizoneura ulmi* (L.) oder *Eriosoma lanigerum* Hausm. längere Zeit in einer feuchten Kammer auf abgeschnittenen Blättern bzw. auf Rinde. Sie gaben hier den Kot ohne Heben des Abdomens in kleineren Portionen ab, wobei sich am Anus ein stark anwachsender Honigtautropfen bildete. Von einer gewissen Größe an wurde er von den nach hinten wachsenden Wachsfäden mitgeschoben und verlor schließlich den Kontakt mit dem Anus. Auch durch Fortbewegungen der Tiere kann unter Einfluß der Schwerkraft der Tropfen abgestreift werden. In Tab. 2 ist die Verbreitung dieses Modus zusammengefaßt.

Innerhalb der Sternorrhynchen kennen wir noch bei den Larven und adulten Weibchen der Psyllina eine ähnliche Art der Kotabgabe. Bei ihnen sind die Wachsdrüsen für diesen Zweck noch spezialisierter: die Fäden liegen in einer Schicht streng parallel und umhüllen den Kot so stabil, daß man von einem Kotsack spricht. Ich konnte bei Weibchen von *Psyllopsis fraxini* (L.) eine energische Seitwärtsbewegung des Abdomens mit gleichzeitigem kurzen Lüften der Flügel feststellen: So lösen sie sich aktiv von dem inzwischen vergrößerten Kotsack.

In einigen Fällen übernehmen Ameisen diese Aufgabe des Wachses, worauf jedoch hier nicht näher eingegangen werden soll.

Grundelemente im Verhalten und in der Morphologie beim aktiven Entfernen des Kotes

Die Aphiden benutzen zwei nachfolgend beschriebene Wege, den Tropfen aktiv vom Körper zu entfernen: a) Abspritzen. b) Abschleudern. Beiden Kotabgaben gemeinsam ist, daß das Abdomenende mit dem Anus hoch über die Körper der Koloniegefährten erhoben wird. Dabei bleiben die Rüsselborsten im Pflanzengewebe; der Körper muß gegenüber diesen Mundwerkzeugen abgeknickt werden. Der Knickpunkt kann zwischen Thorax und Abdomen liegen, wandert aber teilweise bei „jüngeren" Gruppen nach vorn zwischen die Grenze von Epicranium (Kopfkapsel) und dem Vorderkopf, dem sog. Schnabel (Abb. 1). Der Vorderkopf besteht aus Anteclypeus, Postclypeus, Labrum und Laminae mandibulares et maxillares. Diese Beweglichkeit des Vorderkopfes gegenüber dem Restkörper wird hier erstmals beschrieben. Die Sternorrhynchen zeigen im allgemeinen in allen Lebensphasen eine hypognathe Stellung des Mundes. Bei vielen Gruppen der Aphidina finden wir diese Haltung ebenso in der Wander- oder Fluchtphase wie auch in der Saugphase. Sämtlichen Aphiden ist diese Stellung in der Flucht- oder Wanderphase gemeinsam, während in der Phase der Nahrungssuche, vor allem aber in jener der Nahrungsaufnahme evoluierte Gruppen der Aphiden ihren Vorderkopf weiter nach vorn halten.

Zwischen Epicranium und Vorderkopf befindet sich eine U-förmige Rinne. Hier verhärtet sich das Chitin nicht (Blaufärbung mit Azan). Die Rinne mündet zu beiden Seiten in die ebenfalls weiche Ventralregion des Prothorax. Diesen Bereich beschreibt schon Weber (1928) als „membranös". Der vordere Abschnitt der Rinne, zwischen Frons und Vorderkopf entspricht einer Epistomalnaht und hat weitgehend die Funktion eines Scharniers.

Nicht bei allen Spezies ist hier die Rinne so breit entwickelt, wie es in Abb. 1 für *Megoura viciae* (Buckt.) dargestellt wird.

Höher evoluierte Gruppen haben für die Abwehr eine besondere Reaktion entwickelt, bei der sie das Abdomen und die Hinterbeine steil von der Pflanzenoberfläche heben und mit heftigen Beinbewegungen und Seitwärtsschlenkern des Körpers den Feind abzudrängen versuchen (Kloft, 1959). Dabei biegen sich viele Aphiden an der Grenze Thorax zu Abdomen durch; die Mittelbeine bleiben geknickt und fest an der Unterlage. Auch eine eingeschränkte Beweglichkeit des Vorderkopfes hat den Vorteil, daß Unebenheiten auf der Pflanzenoberfläche ausgeglichen werden können, und daß die Beweglichkeit (Vorwärtsbewegungen) des Körpers etwa bei einer Abwehr-Fluchtreaktion erhöht wird. Aphiden mit weiter vorgestelltem Vorderkopf dagegen biegen sich nur schwach an der Grenze Thorax-Kopf,

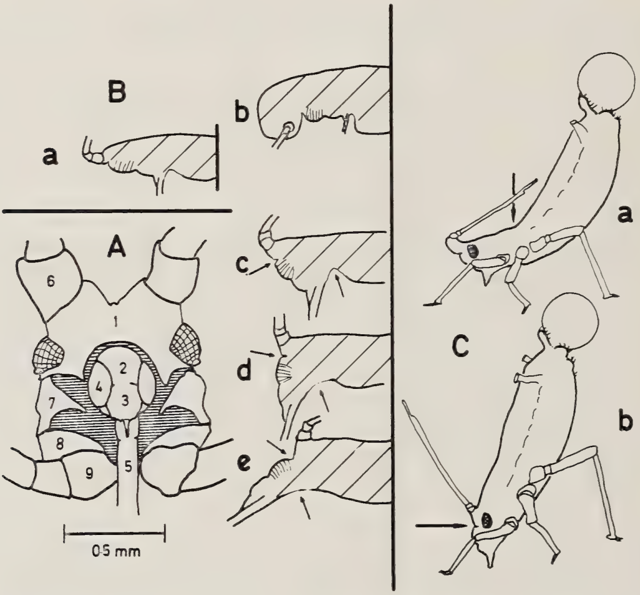


Abb. 1. A: Ventrale Kopf- und Prothoraxregion bei einer adulten apteren *Megoura viciae* (Bckt.), halbschematisch. Membranöse Partien schraffiert. 1 Kopfkapsel, 2 Pro-, 3 Anteclypeus, 4 Lamina mandibularis, 5 Labium, 6 Scapus, 7 Episternum, 8 Epimerum, 9 Coxa. B: Schemata der Saugstellung des Vorderkopfes bei verschiedenen Aphiden (zur Verdeutlichung wurden die am Proclypeus inserierenden Muskeln der Mundpumpe und die Basis der Antennen mitgezeichnet); a: „hypognather" Ausgangstyp. In der Wanderphase wird bei allen Aphiden zusätzlich auch das Labium nach hinten gestellt; b: Hypognathie bei Lokalbibitoren. Der Thorakalbereich ist nach vorn gerückt; c: halb-„orthognathe"; d: „orthognathe"; e: ± „prognathe" Stellung. Membranöse Regionen (Pfeile!) ermöglichen die Beweglichkeit des Vorderkopfes. Vorkommen s. Text. C: Aufstellen des Körpers, wobei der Vorderkopf und die im Pflanzengewebe befindlichen Stechborsten in ihrer Lage bleiben, Schemata. Hauptknickpunkt (Pfeil!) bei a: Grenze Thorax-Abdomen, bei b: zwischen Vorderkopf und Frons.

Tabelle 1: Einige Funktionen des Hinterbeinpaares bei den Aphidina viviovipara

Funktion	Verbreitung
Ovipare benutzen die Hinterbeine, um ihre Eier mit Wachsfäden (abgeleitet auch nur mit Wachsreif) zu bedecken.	Primäres Merkmal an verschiedenen Stellen des Systems konvergent aufgegeben. Dafür sind spezialisierte, ventral seitlich liegende Wachsdrüsen bei einigen Vertretern der Mindaridae, Hormaphididae, Thelaxidae, Callaphididae und Aphididae bekannt. Verhalten aber auch bei Pemphigidae* und Lachnidae (*Cinara* sp.) beobachtet.
Hinterbeine helfen beim Häutungsvorgang.	Wohl bei allen Aphidina.
Die freie Exuvie wird mit einem Hinterbein erfaßt und nach vorn geschleudert (mögl. Sinn: Entfernen aus der Kolonie).	Bei *Myzus persicae* (Sulz.) beobachtet, nicht bei *Aphis fabae* Scop.
Hinterbeine dienen (neben Antennen, selten andere Beine) zur unspezifischen Abwehr (Räuber, Parasiten, Koloniemitglieder usw.). Dabei wird das Hinterbeinpaar und das Abdomen gehoben, die Hinterbeine vertikal ± heftig bewegt, das Abdomen z. T. horizontal.	Verbreitet bei Chaitophoridae, Pterocommatidae, Lachnidae, Callaphidae, Drepanosiphonidae und Aphididae. Bei den Pemphigidae sehr vereinzelt und untypisch: *Tetraneura ulmi* (L.) und *Prociphilus fraxini* (Htg.) heben teilweise die Hinterbeine und das Abdomen ohne weitere Bewegungen. Bei anderen Familien wurde dieses Verhalten bisher nicht beobachtet.
Hinterbeine erhalten eine Funktion im Sozialkontakt mit Ameisen.	Näheres in der Arbeit: Kotabgabe der Aphiden unter Einfluß von Ameisen, unpubl.
Bei Beunruhigung wird mit den Hinterbeinschienen an den Reibplatten gerieben, die beidseitig ventral am Körperende liegen.	*Toxoptera aurantii* (B. d. F.) (Aphididae) n. Eastop, 1952.
Larven schleudern mit einem der Hinterbeine den vor der Anusöffnung hängenden Kottropfen fort.	s. Tab. 2.

---

* *Eriosoma lanigerum* (Hausm.) n. Mordvilko 1934; *Prociphilus fraxini* (Htg.) n. freundl. Mitteilung von Frau Dr. A. Fossel, Ennstal.

der Hauptknickpunkt liegt nun zwischen Clypeus und Frons (Abb. 1, c). Sie können also bei gegebenem Anlaß ihren Körper steil von der Pflanzenoberfläche heben, ohne daß der Vorderkopf mit den im Pflanzengewebe befindlichen Stechborsten seine Lage verändern müßte.

Viele Arten der Chaitophoriden, Pterocommatiden, Lachniden (Protolachnini) und auch Callaphididen, Drepanosiphoniden und Aphididen stellen ihren Vorderkopf auf der Pflanze nur halb nach vorn (schräg nach hinten); eine senkrechte Stellung („orthognath") finden wir bei Vertretern der Lachniden, Callaphididen und Aphididen; eine nahezu „prognathe" Haltung beim Saugen zeigen *Cinara* sp. (Lachnidae). Die abgeleitete ökologische Gruppe der Blattflächenbesiedler unter den Callaphididen und Aphididen belassen dagegen auch bei der Nahrungsaufnahme ihren Vorderkopf in der hypognathen Lage; möglicherweise um ihren Körper dichter an die Blattoberfläche heranzubringen. Bei den sehr sessilen Lokalbibitoren wandert der Kopf bauchwärts, thorakale Gebiete rücken nach vorn; der Vorderkopf liegt ventral in einer z. T. recht tiefen Höhlung (Abb. 1, B, b).

Als ein Anlaß, den Körper steil von der Pflanzenoberfläche zu stellen, wurde die Abwehr-Reaktion erwähnt. Ein ähnliches Verhalten zeigen dieserart evolierte Gruppen (Beobachtungen bei Vertretern von Lachniden, Callaphididen, Drepanosiphoniden und Aphididen) bei extremer Koloniedichte, bei starker Sonneneinstrahlung, bei Weibchen, die Männchen erwarten, und vor allen Dingen beim Koten.

Vor Abgabe des Kotes wird der Körper aufgerichtet, die Antennen dabei von ihrer üblichen Lage beim Saugen (waagerecht über dem Körper) hochgehoben; bei den Drepanosiphoniden und Aphididen werden auch die Siphonen bewegt. Von anderen Familien sind mir bisher keine Arten mit (unabhängig voneinander) beweglichen Siphonen bekannt.

Aphiden (vor allem Aphididae) siedeln an einem senkrechten Trieb oder Stiel überwiegend mit dem Kopf nach unten ausgerichtet. Das Erheben des Abdomens wird so z. T. von der Schwerkraft unterstützt. Es wurde begonnen, dieses Verhalten näher zu analysieren. *Acyrthosiphon pisum* (Harris) bevorzugt auf einer senkrecht gestellten Parafilmfläche, hinter der sich eine künstliche Diät befindet, anscheinend keine Richtung. Bietet man die Diät

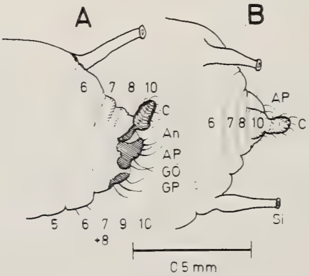


Abb. 2. Abdomenhinterende einer adulten apteren *Aphis fabae* Scop. A: Seitenansicht, Cauda hochgeklappt, kurz vor dem Austreten des Kottropfens. B: Dorsalansicht. (C) Cauda, (An) Anus, (AP) Analplatte, (GÖ) Geschlechtsöffnung, (GP) Genitalplatte, (Si) Sipho, Zahlen: Zählung der abdominalen Segmente.

in einem stielförmig gebogenen Parafilmkissen, so ordnet sich die Erbsenlaus in Längsrichtung dieses Stieles, solange der Durchmesser des Stieles nicht mehr als etwa sechs Körperlängen der Aphide überschreitet. Wird der „Stiel" in waagerechter Lage angeboten, so ordnen sich die Erbsenläuse jeweils zu etwa 50 % in die beiden möglichen Richtungen; bei senkrechter Aufstellung wird eindeutig (70—100 %) die Stellung mit dem Kopf nach unten bevorzugt.

Auf dem erhobenen Abdomenende muß der zur Körpergröße recht voluminöse Kottropfen balanciert werden. Er könnte sowohl dorsal als auch ventral abrollen. Zum Anus hin gekrümmte spezialisierte Haare (perianale Haare) stützen ihn (Abb. 2). Vor allem am letzten (10.) Segment sind sie ausgebildet. Das Sternum dieses Segmentes wird als Analplatte oder untere Afterklappe, das Tergum desselben als Cauda oder obere Afterklappe bezeichnet. Bei den weiblichen Adulten bildet auch das Sternum des 9. Segmentes (Genitalplatte) am Hinterrande solche Haare aus. Bei vielen Gruppen scheint weiterhin der Hinterrand des 8. Tergums unterstützende Haare hervorzubringen. Letztere finden wir vor allem bei Arten, die mit den Ameisen in Trophobiose leben.

Die Cauda soll offenbar den Rücken vor einem Abrollen des klebrigen Kotes schützen. Sie wird beim Koten wohl immer kochgeklappt, so daß sie bei erhobenem Abdomen beinahe in der Waagerechten liegt. Beobachten konnte ich dies allerdings nur bei der sehr über das Körperende herausragenden Cauda adulter Aphididen.

Da derart evoluierte Aphiden nun aktiv ihren Kot vom Körper entfernen, können sie auf die Ausbildung von Wachsfäden verzichten (s. auch Diskussion). Doch produzieren Epidermiszellen in bestimmten Körperregionen auch weiterhin einen Wachsreif: wohl immer ventral, häufig auch perianal. Der hydrophobe Wachsreif wird also an den Partien sezerniert, die durch den wäßrigen Kot besonders gefährdet sind.

Das Abspritzen des Kotes

Die Verbreitung dieses Modus ist in Tab. 2 für Larven zusammengestellt; hinzu kommt ihr adultes Stadium und das derjeniger Aphiden, die als Larven abschleudern. Der Tropfen bleibt vorerst am Anus sitzen, ehe er sich vom Körper trennt. Deshalb wird der Terminus „Abspritzen" und nicht „Ausspritzen" (aus dem Rectum) gebraucht. Zu diesem Verhalten sei eine im Gegensatz zu bisherigen Vorstellungen stehende Arbeitshypothese diskutiert:

a) Kyber (1815) sah in dem am Anus hängenden Tropfen ein luftgefülltes Bläschen, das sich durch Aufplatzen vom Lauskörper trennt. Doch läßt sich der Tropfen unter dem Stereomikroskop vom Körperende, bevor er abgespritzt wird, abnehmen: er ist keine luftgefüllte Blase.

Tabelle 2: Art der Kotgabe und der Tibienbehaarung sowie das Vorkommen der Knopfcauda bei den Alphidina.

+ vorhanden, — nicht vorhanden, 0 koten nicht, sek. sekundär verändertes Merkmal; I Larven lassen den Kot von Wachsfäden auffangen, II Larven spritzen den Kot ab, III Larven schleudern den Kot ab, IV: A, B, C, D Behaarungstyp der Tibien, s. Text, V Vorkommen einer Knopfcauda bei Adulten; [1] vermutet bei Gallbewohnern, [2] möglicherweise unter Einfluß von Ameisen, [3] s. Text, [4] unter Einfluß von Ameisen (Kunkel, unpubl.; kein Produzieren von Wachsfäden).

	I	II	III	IV	V
Adelgidae	+	—	—	A	—
Phylloxeridae	0	0	0	A	—
Pemphigidae	+	—	—	A	—
Mindaridae	+	—	—	A	—
Hormaphididae	(+)[1]	+	—	B	+
Anoeciidae	—	+[2]	—	B	sek. ? —
Thelaxidae s. str.	—	—	+	(C)[3]	+
Chaitophoridae	—	—	+	C	+
Pterocommatidae	—	—	+	C	+
Lachnidae	+[4]	+[4]	+	C; B[4]	sek. ? —
Callaphididae	—	—	+	D; C[3]	+
Drepanosiphonidae	—	—	+	D	—
Aphididae	—	—	+	D	+

b) Weit verbreitet (z. B. Leonhardt, 1940) ist die Hypothese, daß der Tropfen durch ein plötzliches Schwenken des Abdomens fortgeschleudert würde, doch konnte ich niemals diese Bewegung feststellen.

c) Broadbent (1951) glaubte beobachtet zu haben, daß die nach vorn oben geklappte Cauda den Kottropfen fortschnippen würde. Doch wird die Cauda eindeutig erst einige Zeit, nachdem der Tropfen abgespritzt wor-

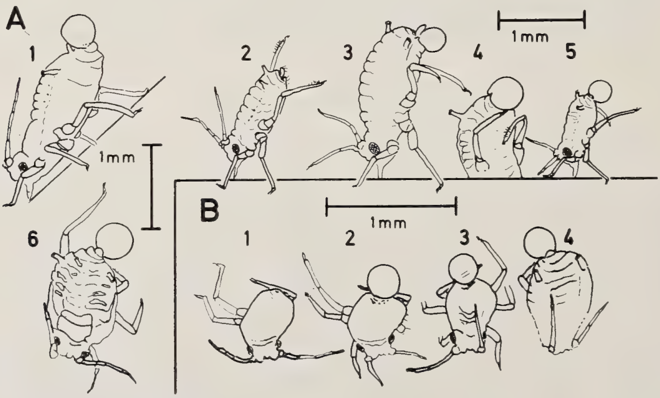


Abb. 3. Skizzen zum Kotverhalten nach Photos (mit Luminaren der Firma C. Zeiß). A: *Aphis fabae* Scop., 1 adult, 2 L2, 3 L4, 4 L4, 5 L1, 6 L4 (Nymphe). B: *Myzus persicae* (Sulz.), 1—3 L1, 4 L2.

den ist, in ihre normale Lage zurückgebracht. Dies konnte ich u. a. bei *Aphis fabae* Scop., *Myzus persicae* (Sulz.) und *Megoura viciae* (Buckt.) (Aphididae) beobachten. Außerdem spritzen häufig gerade die Arten, die eine nur schwach entwickelte, halbmondförmige Cauda besitzen, den Kot ab. Hier ist keine Hebelkraft zu erwarten. Es ist allerdings seltsam, daß gerade viele Adulte eine besonders geformte Cauda, grob gesagt eine Kugel mit dickem Stiel (Knopfcauda), entwickelt haben. Sie findet sich bei den Hormaphididae, bei denen wir etwa die Entstehung des Kotabspritzens zu vermuten haben, und läßt sich in der phylogenetischen Reihe der „jüngeren" Familien weiter verfolgen (Tab. 2). Anscheinend sitzt der Tropfen beim Abspritzen mehr dorsad, beim Abschleudern mehr ventrad (Abb. 3).

Die von mir vorgeschlagene Hypothese wäre, daß der am Anus in bestimmter, gesicherter Position gehaltene Kottropfen von einem kleineren Reststropfen, der zurückgehalten wurde und nun mit größerer Kraftanwendung der Rectalmuskularis herausgespritzt, mitgerissen wird. Im deutlichen Gegensatz zum Kot der Coccina und Aleyrodina erhält der Tropfen einer Aphide nur eine geringe kinetische Energie und fällt nach einer Entfernung von wenigen Zentimetern herunter. Das Problem läßt sich wohl nur durch eine kinematographische Methode lösen.

Im einzelnen kann das Kotabspritzen durch begleitende Verhaltensweisen variiert werden. So kann der Tropfen zunächst bei einigen Arten (artspezifisch!) wiederholt in einer Frequenz von etwa 1—2 Hz eingezogen und wieder ausgestoßen werden. Im extremen Maße finden wir dieses Phänomen bei der Lachnide *Cinara pectinatae (Buchneria pectinatae)* (Nördl.) (u. a. Leonhardt, 1940). Hier kann man es über Minuten verfolgen, also weit über hundert Male. Sie stößt während des Vorspieles aber nicht den ganzen Kot aus. Erst kurz vor dem Abspritzen wird ein im Volumen etwa doppelt so großer Tropfen abgeschieden. Nach der oben vorgelegten Hypothese scheint zwischen dem Tropfen, der am Anus sitzt, und dem vermuteten Resttropfen in der Rectalblase eine Verbindung zu bestehen. Das Aus- und Einziehen des Kotes findet sich weiterhin bei anderen *Cinara*-Arten, bei *Anoecia* sp. an *Cornus sanguinea* und bei *Drepanosiphum platanoidis* (Schrk.). Während man bei den vorhergehenden Arten vermuten kann, daß dieses Verhalten im Zusammenleben mit Ameisen entwickelt wurde (Signalisieren der Kotbereitschaft), trifft es bei der Ahornzierlaus nicht zu, da sie nie mit Ameisen zusammen gefunden wird. Als Andeutung eines derartigen Verhaltens zeigt sich bei vielen anderen Aphiden (z. B. *A. fabae*) im Vorspiel nur ein rhythmisch erscheinendes Glitzern am Anus.

Eine weitere Verhaltenskomponente fand ich bei vielen ungeflügelten Adulten der Aphididen (z. B. *A. fabae, M. viciae* und *M. persicae*). Beim Aufrichten zum Koten lösen sich die Hinterbeine von der Pflanzenoberfläche, eines der Beine oder beide werden vertikal hin- und herbewegt. Das erinnert stark an das Vorspiel zum unten beschriebenen Abschleudern des Kotes bei den Larven. Vielleicht läßt sich diese Erscheinung als Retardation (Begriff s. Tembrock, 1968) apterer Adulten verstehen, die im Zusammenhang mit der pflanzenparasitischen Lebensform zu sehen ist. Die alate *M. persicae* dagegen hebt ihre Hinterbeine beim Koten nicht hoch. Bei ihr werden Antennen und Siphonen bewegt; im letzten Moment vor dem Abspritzen wird der Körper steiler gehalten. Die Flügel verbleiben unbewegt in ihrer Lage.

Bei den ungeflügelten Adulten anderer Familien (z. B. Chaitophoridae und Callaphididae) geschieht das Koten äußerst schnell und offenbar ohne besondere Begleiterscheinungen, außer Antennenbewegungen.

Das Abschleudern des Kotes

Die Larve einer Reihe von Aphiden-Familien haben ein anderes Verhalten entwickelt, den Kottropfen vom Körper zu entfernen. Sie schleudern ihn mit einem der Hinterbeine weg.

Smith (1937) beschrieb dieses Verfahren bei der Aphidide *Hyalopterus pruni* (Geoff.) zum ersten Mal. Broadbent (1951) wies darauf hin, daß nur Larven abschleudern. Er gibt etwa ein Dutzend Aphididae-Arten an. Ich konnte das Abschleudern zusätzlich bei einer Reihe von Aphiden-Familien finden; über die Verbreitung gibt Tab. 2 Auskunft.

Die Aphiden benutzen ihre Hinterbeine noch für andere Tätigkeiten (zusammengestellt in Tab. 1), so daß der Schritt, mit ihnen auch die Kottropfen zu entfernen, nicht allzu überraschend erscheint.

Beim Koten richten die Larven ihren Körper auf, heben ein Hinterbein von der Pflanzenoberfläche hoch und bewegen es eine zeitlang (5—30mal) mit einer Frequenz von etwa 1 Hz vertikal an der Abdomenseite hin und her. Manche Arten und Individuen, besonders aus der Familie der Aphididae, heben auch beide Hinterbeine, pendeln aber nur mit einem. In diesem Vorspiel wird der Körper unter Antennen- und Siphonenbewegungen allmählich höher gestellt; die Frequenz der Beinbewegungen steigt dabei. Dann zögert die Larve 1—3 sec. Das Hinterbein, mit dem abgeschleudert werden soll, wird unter das Abdomen abgewinkelt. Zur Seite jenes Beines wenden nun *A. fabae*, *M. persicae* und *A. pisum* (Aphididae) ihre Abdomenspitze, wobei nur die Endsegmente (10., 8., 7.) hinter den Siphonen beteiligt sind. Der Kottropfen erscheint am Anus und wird mit einer schnellen Streckbewegung des gewinkelt angelegten Beines abgeschleudert.

Bisher fehlen entsprechend detaillierte Untersuchungen bei anderen Familien. Allgemein ist unter den Aphiden-Familien verbreitet, daß beim Erscheinen des Kopftropfens derselbe wie bei den Adulten einige Male eingezogen und wieder ausgestoßen wird. Dann erfaßt die Larve den Tropfen mit dem unteren Drittel der Schiene und schleudert ihn mit einer schnellen Bewegung fort. Einzelheiten lassen sich aus den Skizzen Abb. 3 und 4 entnehmen.

Ich untersuchte bei der Pfirsichblattlaus *M. persicae*, wie häufig das linke oder rechte Hinterbein von den Larven benutzt wurde. Bei 128 untersuchten Individuen wurde in genau 50 % der Fälle das linke oder das rechte Bein bewegt. Trennte man die Individuen nach dem Gesichtspunkt, ob sie das linke oder das rechte Bein benutzten, fanden sich in den neuen Kolonien wiederum beide Möglichkeiten verwirklicht, d. h., jede Laus kann sowohl rechts als auch links den Tropfen abschleudern. Bei Behinderung des einen bewegten Beines vor dem Abschleudern des Honigtautropfens übernimmt in manchen Fällen das andere Hinterbein diese Funktion. Nach Abschneiden des einen wird jeweils das andere benutzt und nach Entfernen beider Hinterbeine wird nach vergeblichen Versuchen mit jeweils einem der Beinstümpfe (Femur) der Körper gesenkt, der Honigtautropfen meistens auf die Pflanzenoberfläche abgelegt. Die Rücken der Tiere waren hier verschmiert. Keine der amputierten Pfirsichblattläuse kam zur Reproduktion.

Die Aphidenlarven, die den Kottropfen abschleudern, haben an der dorsalen Seite der Hinterbeinschienen zwei Reihen besonders langer Haare. Sie dienen offenbar dazu, den wie in einem Korb zwischen Cauda und Analplatte gehaltenen Tropfen herauszuholen, zum anderen aber eine Benetzung zu verhindern (Kunkel, 1969).

Da es sich anscheinend auch um ein interessantes systematisches Merkmal handelt, wurde eine große Anzahl heimischer Aphiden daraufhin untersucht. Je nach Art der Tibienbehaarung konnten 4 Gruppen aufgestellt werden, deren systematische Verbreitung in Tab. 2 gezeigt wird und von denen Beispiele in Abb. 5 gebracht werden:

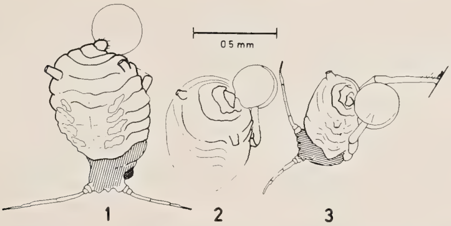


Abb. 4. Skizzen wie Abb. 3. *A. fabae*, 1 L4, 2 L3, 3 L2. 1: der Kottropfen ist ausgetreten, linkes Hinterbein noch ohne Kontakt. 2: Das Hinterbein hat den Tropfen erfaßt, er wird dadurch und durch eine Verbindung zum Anus verformt. 3: Der Tropfen hängt nunmehr ausschließlich an der Hinterbeintibia.

Gruppe A, Larval und adult: Haare kurz, unter sich etwa gleich lang, anscheinend unregelmäßig verteilt.

Gruppe B, Larval: Haare meistens von der Länge der Schienenbreite, unter sich etwa gleich lang, nur gegen das Schienenende häufig länger. Das typische Erscheinungsbild läßt 6 Reihen erkennen: Die dorsale, laterale und ventrale Reihe jeweils an der Innen- und Außenseite der Tibien.

Adult: Entweder ähnlich wie bei den Larven oder starke Haarvermehrung, bei der keine Reihenbildung erkennbar ist.

Gruppe C, Larval: Ähnelt weitgehend den Verhältnissen der Gruppe B. Doch bestehen die beiden dorsalen Reihen aller 3 Beinpaare aus deutlich längeren Haaren. Die äußere laterale Haarreihe kann von spezialisierten Borsten gebildet werden („Rastralborsten", Börner, 1952).

Adult: Ähnlich dem larvalen Bild. Häufig sind die lateralen Reihen vermehrt.

Besondere Entwicklungen, larval als auch adult: Die Förderung der dorsalen Haare kann auch auf andere Beinglieder übergehen, selbst auf die Antennen.

Gruppe D, Larval: Die Förderung der dorsalen Haarreihen findet sich nur auf den Hinterbeinschienen und dort nur in den unteren zwei Dritteln;

die mittleren und vorderen Beinpaare weisen eine Behaarung auf, wie sie bei Vertretern der Gruppe B vorkommt.

Adult: Die Erwachsenen kennen keinerlei Förderung der Dorsalreihen.

Nicht jede bearbeitete Art konnte eindeutig einer der vier Gruppen zugeordnet werden. Selbstverständlich sind hier noch weitere Untersuchungen notwendig. So hat die Erstlarve von *Thelaxes dryophyla* (Schrk.) nur an den Tibienenden verlängerte Dorsalhaare (ähnlich der Larven von *Horma-*

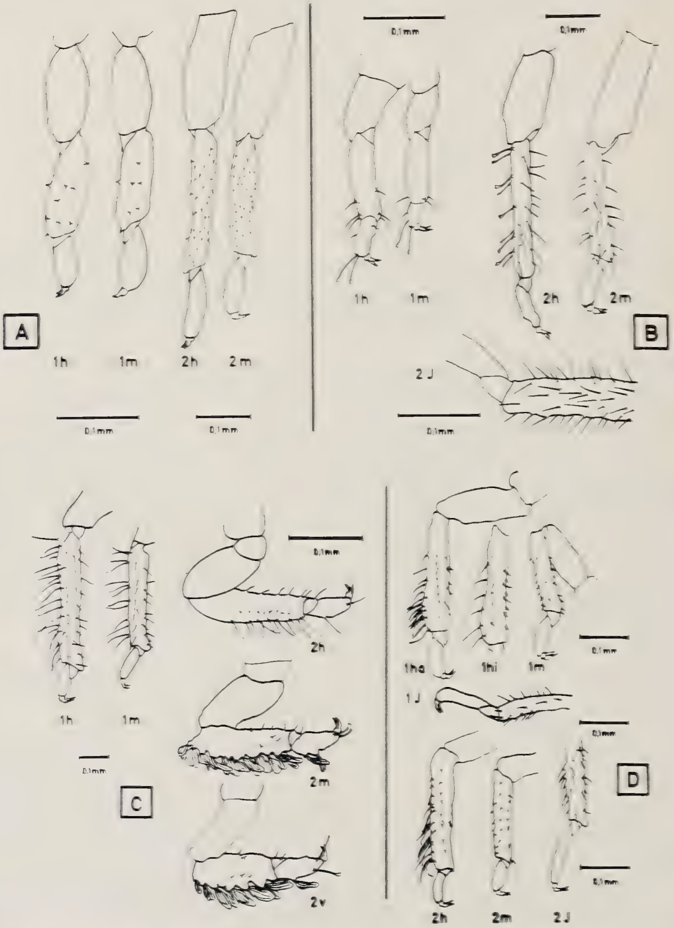


Abb. 5. Behaarung der Tibien. Außenseite des hinteren (h) und mittleren (m) linken Beines (wenn nicht anders vermerkt). A, B, C, D: Gruppeneinteilung nach Behaarungstyp. A: 1 *Pemphigus bursarius* (L.), L1; 2 *Mindarus abietinus* Koch, L2; B: 1 *Hormaphis betulae* Mordv., L1; 2 *Anoecia vagans* Koch, L1; J Tibienende einer apteren Adulten; C: 1 *Pterocomma pilosum* Bckt., L1; 2 *Periphyllus testudinatus* (Thort.), Latenzlarve, v Vorderbein; D: 1 *Betulaphis brevipilosa* Börn., L2; 2 *Myzus persicae* (Sulz.), L1, a Außen-, i Innenansicht, J Tibienende einer apteren Adulten.

phis betulae Mordv.); spätere Stadien gehören eher zu Gruppe C. Die Callaphidide *Phyllaphis fagi* (L.) ist an den Tibien nur sehr spärlich dorsal behaart. Sie könnte zur Gruppe C gezählt werden. *Euceraphis punctipennis* (Zett.), *Clethrobius comes* (Walk.) und *Symydobius oblongus* (v. Heyd.), untereinander näher verwandte Callaphididen (Kunkel, unpubl.), müssen wohl ebenfalls zur Gruppe C gezählt werden, obwohl hier die Dorsalhaare des vorderen und mittleren Beinpaares nicht ganz die Länge von denen des hinteren Beinpaares erreichen. Die überwiegende Zahl der Callaphididen-Arten gehört aber in die Gruppe D. Wie aus Tab. 2 zu ersehen ist, stimmt das Vorkommen der verlängerten dorsalen Haare an den Tibien mit der Verbreitung des Verhaltens, den Kottropfen abzuschleudern, überein.

In diesem Zusammenhang seien zwei weitere Befunde erwähnt. Die Latenzlarven von *Periphyllus testudinatus* (Thort.) sitzen als typische Blattflächenbesiedler möglichst eng der Pflanzenoberfläche an: Spatelförmige Haare am Körperrande, dazu auch an den Dorsalseiten der Tibien des vorderen und mittleren Beinpaares unterstreichen diese Tendenz. Sie nehmen nach den Untersuchungen von Ehrhardt (1967) auch in der Dormanzphase Siebröhrensaft auf und produzieren Kot. Deshalb können sie offenbar nicht auf die einen Korb bildenden dorsalen Haarreihen der Hinterschienen verzichten (Abb. 5, C 2).

Bei *Acyrthosiphon pelargonii* (Kalt.) und bei der Erbsenlaus *A. pisum* fand ich zusätzlich zu den spezialisierten Haarreihen eine Wachsbereifung, und zwar an demselben Ort, also nur an den larvalen Hinterbein-Tibien im unteren Zweidrittel. Hierin ist eine weitere Stütze für die Vorstellung, daß die Hinterbeine morphologisch für ihre besondere Funktion ausgerüstet sind, zu sehen.

Kotabgabe bei Gallbewohnern

In dem aktiven Entfernen des Kotes äußert sich das Bestreben, die klebrige Flüssigkeit möglichst aus der Kolonie herauszuschaffen. Dies geschieht im Gegensatz zu dem Ausspritzen etwa der Cocciden auf eine Entfernung von nur wenigen Zentimetern, kann also naheliegende Regionen der Pflanze durchaus benetzen. Möglicherweise meiden die Aphiden diese Bereiche zum Siedeln; darauf deuten einige Vorversuche hin.

Eine erhöhte Gefahr bedeutet aber der Kot für Bewohner von Höhlungen, mögen sie nun zur ökologischen Gruppe der Wurzelläuse oder der Galläuse gehören. Hier dürften die Aphiden im Vorteil sein, die 1. viel Wachs produzieren und 2. den Kot nicht mit großer Kraft vom Körper entfernen. Tatsächlich sind innerhalb der Familien Adelgidae und Pemphigidae die kompliziertesten Gallen entstanden. Das Folgende sei auf Gallerzeuger beschränkt.

Die Wachsabscheidung dient bei Gallbewohnern nicht nur zum Schutz des eigenen Körpers, sondern sie wird auch mehr oder weniger passiv auf die Pflanzenoberfläche in den Gallbildungen verteilt. Häufig zeigen gallähnlich (cecidoid) beeinflußte Blattoberflächen besonders dichte Haarbildungen, wodurch die Wachsfäden oder der Wachsreif besser anhaften. Jede im Gallinnenraum befindliche Kotkugel ist deshalb sofort von Wachs umgeben. Auch Exuvien können den Kot neutralisieren. Die Bewohner der Ananas-

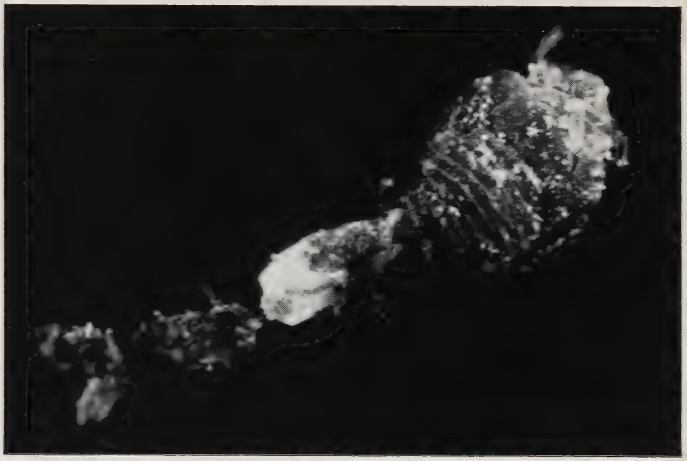


Abb. 6. *Sacchiphantes abietis* (L.). Eine L4 schleppt die mit Kot gefüllten Exuvien vorhergehender Stadien hinter sich her.

gallen, besonders *Sacchiphantes*-Arten (Adelgidae) sind offenbar ethologisch und morphologisch dafür eingerichtet, den gesamten Kot von den Exuvien des vorhergehenden Stadiums aufnehmen zu lassen. Die Exuvien bleiben durch einen (Wachs-?)Faden mit dem neuen Stadium verbunden. Häufig findet man eine ganze Kette, bestehend aus der Exuvie des 1., 2. und 3. Stadiums, an der Larve des 4. Stadiums hängen (Abb. 6). Die Gallbewohner selbst sind übrigens kaum mit Wachs bedeckt, scheiden aber solches stark ab, wie versuchsweise festgeklebte Exemplare zeigen (Kunkel, 1966).

Bei Pemphigiden kleben in den Gallen vor allem Geflügelte an dem Gemisch von Kot, Wachs, Exuvien und Pilzhyphen fest und verenden. Die Todesrate nicht wachsabscheidender Arten aus der Familie der Aphididae, die gallähnliche Bildungen verursachen, ist weitaus höher und trifft alle Stadien (u. a. *Hyadaphis passerinii* [d. Gu.] an der Heckenkirsche). Feuchte Luft fördert diese Gefahr. Offenbar gibt es bei Verlust der Wachsfäden-produktion kein Zurück. Möglicherweise konnten deshalb Pemphigiden (und Hormaphididen) komplizierte, „echte“ Gallen bilden, „jüngere“ Familien aber nur „Pseudogallen“. Allerdings kann verstärkt Wachsreif erzeugt werden, wie Broadbent (1951) für die beiden Aphididen *Hayhurstia atriplicis* (L.) und *Holcaphis frequens* (Walk.) beschreibt. Für die letztere Art gibt der gleiche Autor an, daß die Larven kurze Beine hätten, deshalb den Kottropfen gerade mit den Tarsen erreichen könnten und ihn auf die „gepuderte“ und vergallte Blattoberfläche ablegten.

Ph. fagi erzeugt als einzige Art ihrer Familie eine Galle, und zwar eine Rollgalle mit Rotbuchenblättern. Sie gehört eindeutig zu der Familie der Callaphididae (u. a. 2. Rüsselglied mit basaler Chitinspange, Tibienenden mit Sporne), ist aber noch im Besitz von fazettierten Wachsdrüsen, die weitgehend nach dem alten Muster auf dem Rücken verteilt sind: Jeweils drei pro Segment auf beiden Körperseiten. Die Erstlarven scheiden allerdings nur dorsal über dem Anus lange Wachsfäden ab; die anderen Stadien auch am übrigen Dorsum des Abdomens und Thoraxes. Die sehr langen Wachsfäden z. T. von den Extremitäten abgerissen, bedecken dabei auch dieselben, fallen ab und liegen auf der Blattoberfläche. Wie von einer Callaphidide zu erwarten, entfernen die Larven ihren Kot durch Abschleudern, wobei die dorsalen Wachsfäden sie nicht behindern. *Ph. fagi* vereint also Gallbildung und Wachsfädenproduktion mit dem Kotabgabemodus „jüngerer" Familien. Dadurch ist sie für phylogenetische Erörterungen über die in dieser Arbeit beschriebenen Erscheinungen im Zusammenhang mit der Kotabgabe sehr interessant geworden.

Diskussion

Die Kotabgabe hat für die Aphiden eine große Bedeutung, das ergibt sich u. a. aus den kurz gestreiften Problemen der Gallbildner und aus der Trophobiose mit Ameisen. Diese wichtige Rolle läßt sich auch aus den zahlreichen ethologischen und morphologischen Einrichtungen im Zusammenhang mit der Kotabgabe folgern. Deshalb ist zu erwarten, daß sie wichtige Merkmale bietet, die zur Verbesserung des bisher sehr unbefriedigenden Aphidina-Systems beitragen können. Tatsächlich wird das von mir (Kunkel, 1966) vorgeschlagene System bestätigt, dem größtenteils andere Merkmale zugrundeliegen (u. a. Ei-Wachsdrüsen und Hinterbein-„sensillen" der Oviparen; Verlauf der Flügelader RS; Form der spezialisierten Oenocyten, die dem Mycetom anliegen; Artspektrum bestimmter Räuber und Parasiten). In Tab. 2 werden die Familien der Aphidina viviovipara in linearer Reihenfolge aufgeführt, wobei die erstgenannte Familie jeweilige Schwestergruppe der folgenden ist: Pemphigidae, Mindaridae, Hormaphididae, Anoeciidae und die darauf folgenden Familien, die sich wahrscheinlich parallel mit den Angiospermen entfaltet haben, und die ich zur Überfamilie der Aphidoidea zusammenfaßte (s. auch Kunkel, 1967 a). „Aphidoidea" ist taxonomisch wohl eine zu vieldeutige Bezeichnung. Innerhalb dieser Überfamilie lassen sich zwei Gruppen trennen: 1. Thelaxidae s. str., Chaitophoridae, Pterocommadidae und Lachnidae; 2. Callaphididae, Drepanosiphonidae und Aphididae. Die Thelaxidae s. str. entsprechen den Thelaxini Börners. In dieses System sind die Greenideidae (Nähe der Anoeciidae oder Thelaxidae?), Gattungen wie *Lizerius, Ceriaphis, Phloeomyzus, Stegophylla* usw. noch nicht eingefügt. Vielleicht kann ein Fortschritt erzielt werden, wenn man auch bei diesen Aphiden auf Merkmale im Zusammenhang mit der Kotabgabe achtet.

Phylogenetisch wurde offenbar zuerst der Kot gleich am Anus von Wachsfäden aufgefangen, dann kam es zum Abspritzen dieses Tropfens. In den „jüngsten" Familien (zu einer Überfamilie zu vereinigen) schleudern die Larven den Kottropfen mit einem Hinterbein ab. Bei ihnen werden die beiden Dorsalreihen der Tibienhaare verlängert, in der einen Gruppe an allen Beinen, in der anderen nur an den Hinterbeinen.

Allerdings darf man die Einteilung in diese drei Stufen noch nicht als endgültig gesichert ansehen. Möglicherweise ist die Beschränkung einer spezialisierten Dorsalbehaarung auf die Hinterbeintibien konvergent innerhalb der Callaphididae und bei den Vorfahren der Drepanosiphonidae-Aphididae entstanden. Vielleicht ist das larvale Verhalten des Kotabschleuderns bei noch nicht untersuchten Vertretern der Hormaphididae vorhanden (nicht bei *H. betulae*). Bei den Anoeciidae kann das Verhalten u. U. durch Einfluß von Ameisen wieder verloren gegangen sein. Das ist etwa innerhalb der Lachniden nachweisbar (Kunkel, unpubl.). Allerdings haben die Tibien von *Anoecia vagans* Koch, einer nur wenig eng mit Ameisen zusammenlebenden Art (Zwölfer, 1957/58), keine dorsal geförderten Haare, was man so interpretieren könnte, daß die Larve den Kot nicht abschleudert.

Abscheidung von Wachs dürfte bei allen Sternorrhynchen und Auchenorrhynchen primär im Zusammenhang damit zu stellen sein, daß die gefährliche Klebrigkeit des Kotes auf diese Weise neutralisiert werden konnte. Hypothesen, die im Wachs ein Exkret, ein metabolisches Reagieren auf ein Überangebot an Kohlenhydraten sehen wollen, halte ich nicht für notwendig. Verschiedene Male verzichteten die Aphiden aus folgenden Gründen auf eine Produktion von Wachsfäden:

1. Die Phylloxeriden geben als spezialisierte Lokalbibitoren keinen Kot mehr ab und können so auf den Schutz verzichten.
2. Innerhalb der Pemphigiden befinden sich einige Arten, bei denen Ameisen die Aufgabe übernommen haben, den Kot zu entfernen (Nahrung!) und damit zu neutralisieren.
3. Bei den Hormaphididen und den von ihnen ableitbaren Familien (Tab. 2) wird der Kot aktiv entfernt. Einige Species mit jener Verhaltensweise, so z. B. die oben besprochene Callaphidide *Ph. fagi*, haben noch beinahe das vollständige alte Muster der fazettierten Wachsdrüsen (2 × 3 dorsale Reihen). Daraus läßt sich folgern, daß der Verzicht auf Produktion von Wachsfäden nicht unmittelbar mit dem neuen Defäkationsmodus gekoppelt war. Dennoch war er möglich und ist an verschiedenen Stellen des Systems konvergent verwirklicht.

Zusammenfassung

Die spezialisierte Ernährung der Aphiden von Phloemsaft führt zur Ausscheidung eines großen Volumens flüssig-klebrigen Kotes („Honigtau"), der durch besondere morphologische und ethologische Einrichtungen unschädlich gemacht (neutralisiert) werden muß.

Es dürften drei verschiedene Modi des Kotens entwickelt worden sein: 1. Bildung eines in Wachsfäden gehaltenen Kottropfens am Anus. 2. Abspritzen des Kottropfens vom Anus. 3. Abschleudern des Kottropfens vom Anus mit dem distalen Tibiendrittel eines der Hinterbeine.

Diese Modi einschließlich begleitender Einrichtungen und ihre Verbreitung im System der Aphidina, zudem die Kotabgabe bei Gallbewohnern werden dargestellt. Der taxonomische Wert dieser Untersuchungen und der Verlust der Wachsfäden-Produktion wird diskutiert.

Summary

The spezialised feeding habit of aphids (sucking phloem sap) results in defecation of a handsome volume of liquid-sticky excrement ("honeydew"). The danger of sticking together must be neutralized by a special morphological and ethological feature.

Three different ways of defecation seem to have been evolved: 1. Formation of a drop of excrement at the anus coated by wax filaments. 2. Spraying the drop off the anus. 3. Flinging the drop off the anus by the distal part of a hindleg-tibia.

These modes inclusively some adjoining features and their distribution within the system of Aphidina, and the defecation of gallinhabitants are described. The taxonomic value of these investigations and the loss of wax filament production is discussed.

Literatur

Banks, C. J. (1958): Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the behaviour and reproduction of the Black Bean Aphid, *Aphis fabae* Scop. — Entomol. Res. 49, 701—714.

Börner, C. (1952): Europae centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas. — Mitteilungen der Thüringschen Botan. Ges. Beiheft 3, 488 pp., Weimar.

Broadbent, L. (1951): Aphid excretion. — Proc. R. Ent. Soc. London (A) 26, 97—103.

Eastop, P. (1952): A sound production mechanism in the Aphididae and the genetic position of the species possessing it. — Entomologist 85, 57—61.

Ehrhardt, P. (1967): Über die Beziehungen der Latenzlarven von *Chaitophoria xanthomelas* Koch (Aphididae, Homoptera) zu ihrer Wirtspflanze. — Angew. Zool. 54, 21—36.

Kloft, W. (1959): Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. — Biol. Zentralblatt 78, 865—870.

— (1965): Die Honigtau-Erzeuger des Waldes. In: Kloft, W., W. Kaeser, A. Maurizio: Das Waldhonigbuch. 220 S. München (Ehrenwirth-Verlag).

—, und H. Kunkel (1969): Die Bedeutung des Ortes der Nahrungsaufnahme pflanzensaugender Insekten für die Anwendbarkeit von Insektiziden mit systemischer Wirkung. — Pflanzenkr. u. Pflanzenschutz 76, 1—8.

Kunkel, H. (1966): Ernährungsphysiologische Beziehungen der Sternorrhyncha zur Wirtspflanze unter besonderer Berücksichtigung der Coccina und Aphidina. Diss. 172 S. u. Anhang, Bonn.

— (1967): Systematische Übersicht über die Verteilung zweier Ernährungsformtypen bei den Sternorrhyncha (Rhynchota, Insecta). — Angew. Zool. 54, 37—114.

— (1969): Über das Verhalten der Aphiden und verwandter Honigtauerzeuger bei der Abgabe von Honigtau. Apimondia. Der XII. Internationale Bienenzüchter-Kongreß München 1969, 477—481. Bukarest (Verlag der Apimondia).

Kyber, J. F. (1815): Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germar's Mag. Entomol. 1, 1—39.

Leonhardt, H. (1940): Beiträge zur Kenntnis der Lachniden, der wichtigsten Tannenhonigtauerzeuger. — Z. Angew. Ent. 27, 208—272.

Mordvilko, A. (1934): On the evolution of Aphids. — Arch. f. Naturgesch. (N. F.) 3, 1—60.

Smith, L. M. (1937): Growth, reproduction, feeding and wing development of the Mealy Plum Aphid in relation to climatic factors. — J. agric. Res. 54, 345—364.

Tembrock, G. (1968): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. — 207 S. Jena (Gustav Fischer Verlag).

Weber, H. (1928): Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus *Aphis fabae* Scop. mit besonderer Berücksichtigung der Funktion der Mundwerkzeuge und des Darmes. — Zoologica 28, 120 S. u. 12 Taf. Stuttgart.

Zwölfer, H. (1957—1958): Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea). — Z. Angew. Ent. 40, 182—221 (1957); 40, 528—575 (1957); 42, 129—172 (1958); 43, 1—52 (1958).

Anschrift des Verfassers: Dr. Hartwig Kunkel, Institut für Angewandte Zoologie der Universtät, 53 Bonn, An der Immenburg 1.

Buchbesprechungen

Hsu (T. C.), and K. Benirschke (1971): An Atlas of Mammalian Chromosomes. Vol. 6. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Mit 4 Didelphiden und 2 Dasyuriden sind die Beutler diesmal stärker berücksichtigt, außerdem die Cricetiden (7), die Muriden (6), die Musteliden (4) und die Boviden (6). In *Procavia capensis* ist bei den Schliefern ein Anfang gemacht, die Elefanten werden mit *Loxodonta africana* komplett. Den Europäer werden besonders die Karyotypen von vier weiteren *Apodemus*-Arten interessieren, so daß jetzt *A. sylvaticus, A. flavicollis, A. microps, A. agrarius* und *A. speciosis* in der Sammlung vorliegen, wobei sich eine Dreiteilung ergibt, die der von K. Zimmermann befürworteten Gliederung der Gattung *Apodemus* entspricht. Ein Gesamtverzeichnis und viele ergänzende Zitate bringen den Atlas von nunmehr 300 Chromosomendarstellungen auf den neuesten Stand.

J. Niethammer

Sachs, L. (1972): Statistische Auswertungsmethoden. 3., neubearbeitete und erweiterte Auflage. 548 + XX S. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Das Buch versteht sich als Einführung in die Statistik für „Nichtmathematiker, insbesondere Praktiker in Wirtschaft und Industrie ... Mediziner sowie Wissenschaftler anderer Disziplinen". Es ist bewußt einfach gehalten und verzichtet auf komplizierte Ableitungen. Besonders durch den flüssigen Stil, die verständliche Sprache und die geringen Voraussetzungen, die für das Erarbeiten des Inhalts gemacht werden, qualifiziert sich dieses Buch in hervorragender Weise als Lehrbuch. Noch immer muß ja ein Lehrbuch der Statistik zunächst die Vorurteile abbauen, die dieser Disziplin in weiten Kreisen sonst aufgeklärter Geister in der Naturwissenschaft entgegengebracht werden. Dies gelingt dem Verfasser in so hervorragender Weise, wie das nach Kenntnis des Ref. kein Anderer bisher geschafft hat.

Besonders hervorzuheben ist, daß Verf. eingehend erörtert, wann statistische Prüfmethoden angewandt werden können, wie das zu prüfende Zahlenmaterial aussehen muß, welche Überlegungen vor dem Test notwendig sind und welchen Raum innerhalb einer Entscheidung der statistische Teil einnimmt. Er nennt sein Buch ganz richtig einen „Grundriß der Statistik als Entscheidungshilfe".

Ungünstig scheint Ref. die Anordnung der Tafeln, die im Text verstreut sind. In der Praxis wird der Benutzer des Buches einen häufiger benutzten Text bald auswendig können — die betreffenden Tafeln wird er jedoch immer wieder aufschlagen müssen. Es wäre daher vorzuziehen, wenn die Tafeln gut markiert z. B. am Ende des Buches vereinigt wären.

Dagegen ist die große Zahl der abgehandelten non-parametrischen Tests sehr zu begrüßen. Dabei ist es didaktisch sicher gut, daß nicht scharf zwischen parametrischen und parameterfreien Tests geschieden wurde, sondern vielmehr je nach Untersuchungsproblem beide Testgruppen parallel abgehandelt wurden.

Das Buch dürfte in der jetzt vorliegenden Form im deutschen Schrifttum die beste Einführung in die Statistik für den Laien sein und sich nicht nur bei Medizinern sondern auch bei Naturwissenschaftlern gut einführen.

G. Rheinwald

Orr, R. T. (1970): Das große Buch der Tierwanderungen. Mit 216 S., 13 Abb. und 11 Karten. Eugen Diederichs, Düsseldorf und Köln.

Tierwanderungen gehören zum dramatischsten Geschehen im Reiche der Biologie, und die Probleme, die sich aus dem Ablauf der Wanderzüge und den sie steuernden Mechanismen ergeben, sind noch erregender geworden, seitdem man den Schleier, der sich über das Orientierungsvermögen breitete, um ein gutes Stück lüften konnte und erfahren hat, daß die erstaunlichen Leistungen der Orientierung nach Himmelskörpern nicht nur bei fernwandernden Zugvögeln, sondern auch Angehörigen vieler anderer Tierklassen zu finden sind. Die Forschungen auf diesem Gebiet sind in vollem Fluß und äußerst vielseitig, so daß es nicht leicht ist, sich den laufenden Überblick zu verschaffen. Der Autor, Professor für Zoologie an der Universität San Francisco, faßt die Ergebnisse aller einzelnen Forschungsrichtungen zusammen, indem er sich nicht auf ausgewählte Gruppen, etwa die Zugvögel, beschränkt, sondern Tiere aller Klassen berücksichtigt, soweit sie Wanderer sind, vor allem Insekten, Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Langjährige Beschäftigung mit der Materie und große Belesenheit prädestinierten ihn zu dieser umfassenden und fesselnden Darstellung aller Aspekte von Tierwanderungen, die den Leser zuverlässig informiert und ihm mit einer reichen und gut getroffenen Auswahl an Beispielen auch ein lebendiges Bild der Tierwanderungen vermittelt. So darf man das Buch dem anspruchsvollen Naturfreund uneingeschränkt empfehlen; es wird selbst dem Fachkenner, der es ja schon nicht leicht hat, auf dem eigenen Spezialgebiet stets wohl informiert zu sein, mancherlei Anregungen aus anderen benachbarten Wissensbereichen vermitteln können. G. N.

Schüz, E. (1971): Grundriß der Vogelzugskunde. Mit 390 S. und 142 Abb. Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Wenn man die neue Auflage dieses „Grundriß der Vogelzugskunde" (früher Unter-, jetzt Haupttitel) mit dem 1952 erschienenen „Vom Vogelzug" vergleicht, wird man der stürmischen Entwicklung dieses Teilgebietes der Ornithologie und der zahlreichen aufsehenerregenden neuen Ergebnisse gewahr, wie sie z. B. in den Kapiteln Physiologie und Orientierung zum Ausdruck kommen. Sie stellen ein übersichtlich gegliedertes Destillat aus einer heute kaum noch überschaubaren Fachliteratur dar, die voll auszuschöpfen und zu verarbeiten selbst ein Schüz sich der Hilfe zweier erstklassiger Sachkenner (P. Berthold und E. Gwinner) versichert hat. Aber auch andere Kapitel dieses Buches haben eine Erweiterung und Vertiefung erfahren, wie z. B. das über die verfeinerten Methoden der Zugforschung, an dem H. Oelke mitgewirkt hat, und manche wichtige Forschungen machten einen ganz neuen Abschnitt notwendig wie etwa der von V. Dorka geschilderte Zug über den Alpenpaß Cou-Bretolet. Daß dennoch nicht nur das urspüngliche Konzept beibehalten, sondern auch ganze Hauptabschnitte wie etwa der „Zug einzelner Arten" auf den heutigen Stand gebracht, aber im wesentlichen unverändert und selbst mit den originalen Abbildungen übernommen werden konnten, spricht noch 19 Jahre nach Erscheinen der 1. Auflage ein beredtes Urteil über dieses grundlegende Werk, das im neuen Gewande ein Muster an Information, Klarheit und Zuverlässigkeit darstellt, wie es wohl nur Ernst Schüz schaffen konnte, der mit der Vogelzugsforschung groß geworden ist und deren Probleme und Ergebnisse wie kein anderer bis ins Detail kennt und beherrscht, was jeder Leser der umfangreichen und vorzüglichen Schriftenschau in der „Vogelwarte" seit langem weiß.

Man darf diesen ausgewogenen „Grundriß" schon heute ein klassisches Buch der Vogelzugsforschung nennen, das in seiner ganz vorzüglichen Ausstattung — und leider auch im Preis — seinen Vorgänger noch in den Schatten stellt. G. N.

Buchbesprechungen

Benirschke, K., and T. C. Hsu (Coordinating Editors), M. L. Beçak, W. Beçak, F. L. Roberts, R. N. Shoffner and E. P. Volpe (Editors) (1971): Chromosome Atlas: Fish, Amphibians, Reptiles and Birds, Vol. 1, Springer, Berlin/Heidelberg/New York.

In gleicher Aufmachung wie zu dem bereits hier in sechs Folgen besprochenen Chromosomen-Atlas der Säugetiere sollen künftig jährlich 10—15 Karyotypen für jede der vier im Titel genannten Wirbeltierklassen publiziert werden. Band 1 bietet diesem Plan entsprechend die Chromosomenkarten für 12 Knochenfische, 11 ausschließlich anure Amphibien, 15 Reptilien und 14 Vögel. Obwohl noch nicht viele Vergleichsmöglichkeiten bestehen, bietet doch schon diese erste Probe fesselnde Grundlagen für künftige, taxonomische Erwägungen. Der Hornfrosch, *Ceratophrys dorsata,* ist mit $2n = 104$ gegenüber einer Ausgangsform octoploid. Von 5 *Rana*-Arten haben *R. clamitans, R. dalmatina, R. esculenta* und *R. pipiens* $2n = 26$ Chromosomen, unterscheiden sich aber teilweise in der Chromosomenmorphologie. Nur *R. arvalis* hat $2n = 24$. Die Schlangen (3 Boiden, 5 Colubriden, 4 Viperiden untersucht) besitzen mit Ausnahme dreier Colubriden einen sehr einheitlichen Karyotyp von $2n = 36$ Chromosomen, unter denen stets 20 Mikrochromosomen sind. Zur Berichtigung: Hier wurden in Folio R 3 und R 7 im Text jeweils die akrozentrischen Chromosomen vergessen. Obwohl die Mikrochromosomen der Vögel noch nicht genau zu zählen sind, dürften auch hier in begrenztem Umfang taxonomische Folgerungen möglich sein. Allerdings lassen die publizierten Beispiele — 11 Galliformes, 3 Tauben — keine sehr auffällige Variation erkennen.

J. Niethammer

Ihle, J. E. W., P. N. van Kampen, H. F. Nierstrasz und J. Versluys (1927): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von G. Chr. Hirsch. Mit 906 S. und 987 Abb. Reprint Springer Berlin/Heidelberg/New York 1971.

An Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie der Vertebraten herrscht kein Mangel, so daß man sich fragt, ob der Nachdruck des 1927 erschienenen Werkes gerechtfertigt ist. Zwar hat das dargestellte Gebiet seither eine ruhigere Entwicklung erlebt als andere Richtungen der Zoologie, doch ist trotzdem vieles, vor allem in der Nomenklatur und Deutung der Funktion, veraltet, weshalb man einem Studenten zum vorliegenden Buch nicht raten kann. Auf der anderen Seite ist es bis heute das umfassendste deutschsprachige Lehrbuch geblieben. Es enthält eine Fülle guter Abbildungen und Zeichnungen wie auch zahlreiche Befunde, die für das Verständnis der Geschichte aufschlußreich sind. Die dargestellten Tatbestände bilden eine auch heute noch gültige Grundlage, wie man sie in ähnlicher Ausführlichkeit und Ursprünglichkeit sonst nirgends mehr findet. Die Zitate liefern einen nützlichen Schlüssel zur älteren Literatur und dürften dazu beitragen, sie vor dem Vergessen zu bewahren. Insofern bietet das Lehrbuch auch heute noch eine Fülle von Anregungen und weiterhin richtigen, oft zu Unrecht übersehenen Fakten. Man darf deshalb froh sein, daß dies Werk durch den Neudruck wieder zugänglich geworden ist.

J. Niethammer

Dimond, S. J. (1972): Das soziale Verhalten der Tiere. 216 S. E. Diederichs, Düsseldorf.

Der Themenkreis dieses aus dem Englischen übertragenen Buches umspannt das Sozialverhalten von Tieren in ihrer Kindheit und Familie, in den Funktionskreisen der Sexualität und Aggression, und in der Organisation der Gruppe. Weiterhin werden Einflüsse von Erfahrung auf das Sozialverhalten, sowie Beziehungen zwischen Tieren und Menschen erörtert.

Insgesamt ist das Buch eine recht oberflächliche Dartellung des sozialen Verhaltens von Tieren. Statt einiger gründlicher, mit Daten belegter Erörterungen wichtiger sozialer Phänomene aus den 350 zitierten Literaturstellen bringt der Autor in fuilletonistischer Kurzform flüchtige Glossierungen der Themenkomplexe. Aufgrund grober Verallgemeinerungen und des Mangels an klaren, informativen Interpretationen sozialen Verhaltens ist der pädagogische Wert des Buches sehr beschränkt. Zum wissenschaftlichen Gebrauch fehlen die quantitativen Aspekte des Sozialverhaltens. Darüber hinaus weist das Buch eine Reihe von Fehlern auf, die vielleicht durch eine mangelhafte Fachkenntnis des Übersetzers zustande kamen. Schließlich fehlt dem Buch, außer dem unbeschriebenen Umschlagbild, jegliche Abbildung und graphische Darstellung.

E. G. Franz Sauer

B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:

PROF. DR. GÜNTHER NIETHAMMER

HEFT 3 · 23. JAHRGANG · 1972

BONN 1972

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
Heft 3 23/1972

Ausgegeben im Oktober 1972

Die Zeitschrift **„Bonner Zoologische Beiträge“** ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 9,— DM je Heft bzw. 36,— DM je Jahrgang (einschl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen **bei Vorausbestellung** für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 1,35 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,85 DM; bis 30 S. 2,25 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 0,90 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,15 DM; bis 30 S. 1,45 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,75 DM je Exempl.; bis 20 S. 0,90 DM; bis 30 S. 1,10 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 23, Heft 3, 1972

Seite

GERAETS, A.: Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus* 181

POLEY, D.: Kampf- und Kontaktverhalten bei Kolibris 197

LAUTERBACH, K.-E.: Beschreibung zweier neuer europäischer Inocelliiden (Insecta, Raphidioptera), zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Kamelhalsfliegen 219

KLOCKENHOFF, H.: Zur Taxonomie der auf der Salvadorikrähe *Corvus orru* lebenden Mallophagen-Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 253

KINZELBACH, R.: Zur Verbreitung und Ökologie des Süßwasser-Strandflohs *Orchestia cavimana* Heller, 1865 (Crustacea: Amphipoda, Talitridae) 267

Buchbesprechungen 283

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 3 Jahrgang 23 1972

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus*

Von

ADELHEID GERAETS, Bonn

Die Etruskerspitzmaus *Suncus etruscus* gehört zu den kleinsten homoiothermen Tieren. Unter den Vögeln erreicht der kleinste Kolibri, *Calypte helenae*, ein Körpergewicht von etwa 2,5 g (Poley), bei den Säugetieren wurden unter den Spitzmäusen noch geringere Gewichte gefunden: Die leichtesten von mir lebend gefangenen Etruskerspitzmäuse wogen 1,7 g, während Kaikusalo bei einer Knirpsspitzmaus, *Sorex minutissimus*, ein Fanggewicht von 1,5 g feststellte.

Für die Körpermaße von *Suncus etruscus* geben Kahmann und Altner (1956) folgende Mittelwerte an:

KR	43 mm
S	26 mm
HF	8 mm
Condylobasallänge	12—13 mm

Die beiden Autoren erwähnen dabei, daß diese Maße für sämtliche von ihnen untersuchten Populationen zutreffen. Auch bei Niethammer (1970), der Schädel aus Portugal und Korfu untersuchte, ergaben sich keine signifikanten Unterschiede in den Abmessungen.

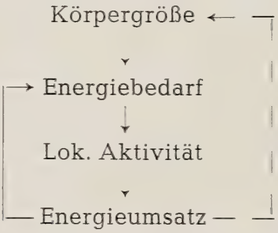
Die Etruskerspitzmaus bewohnt in Europa den Mittelmeerraum in Meereshöhen bis 800 m N. N. und überschreitet hier den Bereich der 12°-C-Jahresisotherme nicht (Kahmann und Altner 1956). Außerhalb Europas findet sie sich auch in ausgesprochen kontinentalem Klima im südwestlichen Rußland, wobei der bisher nördlichste Fundpunkt nördlich des Aralsees liegt (Spitzenberger 1970). Die Gesamtverbreitung ist bis heute noch nicht zu überblicken, da die Nachweise wegen der Fangschwierigkeiten lückenhaft geblieben sind.

Als Biotope der Etruskerspitzmaus im mediterranen Gebiet geben Kahmann und Altner (1956) Macchiaränder, Gärten und alte Legmauern an. Vogel (1970) fing innerhalb einiger Tage 5 Exemplare an einer Ruine, das gleiche Ergebnis in ähnlich kurzer Zeit fand Spitzenberger (1970) am Fuße von Legmauern.

Die Frage nach dem limitierenden Faktor für die Körpergröße von Warmblütern ist noch nicht eindeutig beantwortet worden. Physiologische Untersuchungen haben gezeigt, daß der Stoffwechsel bei abnehmender Körpergröße nicht proportional dem Körpergewicht W, sondern proportional einer metabolischen Körpergröße von $W^{3/4}$ abnimmt. Das bedeutet: Bei abnehmendem Gewicht nimmt die Stoffwechselrate pro Körpergewichtseinheit zu. Dabei lautet die Beziehung für den Grundumsatz:

$$\frac{\text{Täglicher Umsatz}}{\text{kg}^{3/4}} = 70\ \text{kcal.}$$

Die Erhöhung des Stoff- und Energieumsatzes bedingt eine Steigerung des Nahrungsbedarfs. Der Nahrungsbedarf wiederum bestimmt die Verteilung der lokomotorischen Aktivität in erster Linie (abgesehen von der Fortpflanzungsperiode). Eine Steigerung der Aktivität verbraucht aber einen beträchtlichen Teil der aufgenommenen Nahrungsenergie, erhöht also zusätzlich den Nahrungsbedarf:



Vermutlich läßt sich der Stoff- und Energieumsatz aus anatomischen, physiologischen und biochemischen Gründen nur bis zu einer bestimmten Grenze steigern, die somit die Größe des Tieres nach unten begrenzt.

In dieser Arbeit soll versucht werden, Anhaltspunkte für die Höhe des Stoff- und Energieumsatzes bei *Suncus etruscus* zu gewinnen. Zugleich sollen das Aktivitätsmuster sowie die Häufigkeit und Verteilung der Nahrungsaufnahme darüber Aufschluß geben, in welchem Verhältnis Aktivität und Energiebilanz stehen.

Für die Anregung und Unterstützung der Untersuchung danke ich Herrn Professor Dr. J. Niethammer vom Zoologischen Institut der Universität Bonn. Herrn Dr. Schuff vom Institut für physikalische Chemie danke ich für seine Unterstützung bei der bombenkalorimetrischen Bestimmung.

MATERIAL UND METHODEN

Fang und Haltung

Die untersuchten Tiere stammen aus Sardinien. In der Umgebung von Luogosanto (Gallura) wurden an verschiedenen Biotopen (Legmauer, Macchiarand, verlassene Häuser und Ruinen, bewässerter Garten, Flußufer) in unterschiedlichen Meereshöhen (45 m N. N. bis 520 m N. N.) je 15 bis 60 Konservendosen (Höhe 18 cm, Durchmesser 8 cm) in Abständen von etwa vier Metern ebenerdig eingegraben[1]). Insgesamt wurden von Anfang September bis Ende Oktober 285 Fallen täglich kontrolliert (10 400 Fallennächte). Auf diese Weise fing ich 10 Exemplare von *Suncus etruscus,* 7 davon lebend. Die Anzahl der Fallenächte pro Tier scheint von der Meereshöhe unabhängig zu sein; dagegen gibt es eine Beziehung zu dem gewählten Biotop:

Biotop	Fallennächte pro Tier
Verlassene Häuser und Ruinen	300
Macchiarand, Legmauer	1400
Flußniederung, bewässerter Garten	kein Ergebnis

Die drei tot aufgefundenen Tiere waren vermutlich verhungert; ihre Fanggewichte betrugen 1,1 g, 1,7 g und 1,4 g. Die übrigen Tiere mit Fanggewichten von 1,7 g bis 1,9 g fand ich alle in starrer Bauch- oder Seitenlage vor. Einige von ihnen bewegten bei Berührung den Kopf oder Rüssel und gaben schwache quietschende Laute von sich. Anwärmen von einigen Minuten Dauer genügte, um sie auf eine vorgelegte, zerpflückte Heuschrecke reagieren zu lassen; gewöhnlich fingen sie sehr bald an zu fressen, zunächst noch, ohne Rumpf und Beine zu bewegen. Nach der ersten Nahrungsaufnahme erholten sie sich schnell und waren meist innerhalb von 15 Minuten in der Lage, umherzulaufen und selbst Heuschrecken zu töten und zu fressen.

Die gefangenen Etruskerspitzmäuse wurden zunächst in kleinen Gefäßen (Kunststoffterrarien, Eimern) einzeln gehalten und mit allen verfügbaren Insekten gefüttert. Neben Heuschrecken aller Größen und Arten wurden mit Vorliebe in Zuckerwasser ertrunkene Stubenfliegen angenommen; mehrmals habe ich auch beobachtet, daß die Tiere Fliegen in freiem Flug fingen. Kleine Käfer wurden gern gefressen, größere nur nach Entfernung der Flügeldecken. Rohes Fleisch (Leber, Muskelfleisch) und Regenwürmer wurden verschmäht. Dagegen wurden in Notzeiten zerschnittene Eidechsen angenommen, von denen zuerst die Eingeweide gefressen wurden. Sehr bald lernten die Spitzmäuse, kleinere Eidechsen von etwa 10 cm Länge selbst zu jagen und durch Biß in die Kehle zu töten.

Auffällig war die Kälteempfindlichkeit der Etruskerspitzmäuse. Obwohl die Tiere gut isolierende Schlafhäuschen aus Kork hatten, zeigten sie bisweilen, vor allem nach kalten Nächten, Gleichgewichtsstörungen und eine deutliche Verlangsamung der Bewegungen. Wurden dann die Käfige dicht an den Kamin gestellt, so suchten die Tiere sofort die bestrahlte Wand auf, drückten sich dagegen und streckten sich lang aus. Gewöhnlich wurde dadurch die völlige Mobilität innerhalb kurzer Zeit wiederhergestellt.

---

[1]) Vom Informationszentrum Weißblech in Düsseldorf wurden mir durch Herrn W. Kölbach freundlicherweise 300 Dosen zur Verfügung gestellt. Bei meinem Aufenthalt in Sardinien und bei der Suche nach geeigneten Biotopen unterstützte mich Sig. A. Pittorru in großzügiger Weise, wofür ich ihm herzlich danke.

In Bonn wurden die Tiere in Glasterrarien von 50 × 25 cm Grundfläche in einem geheizten Raum gehalten. Zusätzlich wurde ein Teil des Käfigs durch einen Dunkelstrahler (Elstein) erwärmt, unter dem eine Bodentemperatur von 40 bis 50° C herrschte. In einem größeren Käfig (80 × 35 cm) blieben die Tiere auch paarweise verträglich. Gefüttert wurde mit Larven, Puppen und Käfern von *Tenebrio molitor,* in Abständen von 2 bis 3 Tagen mit etwas Vitaminzusatz (Multibionta). Obst wurde nur in sehr kleinen Mengen gefressen, Wasser bekamen die Spitzmäuse nie.

Zur Aktivität

Die Verteilung der Aktivität über die 24 Stunden des Tages wurde mit zwei Methoden registriert :

1. Im November 1970 wurden vier Tiere gleichzeitig sechs Tage lang ununterbrochen beobachtet; nachts bei künstlicher Beleuchtung. Dabei wurde jeder Aufenthalt im Schlafhäuschen als Ruhephase gewertet, jeder Aufenthalt außerhalb als Aktivität.

2. Im April und Mai 1971 wurde an drei Tieren jeweils 7—9 Tage lang die Aktivitätsverteilung automatisch registriert. Abb. 1 zeigt die verwendete Apparatur, die nach dem Prinzip der Waage funktioniert: Ein leichter Käfig (K) aus Polyester (Grundfläche 50 × 18 cm, Höhe 30 cm) befindet sich im Gleichgewicht auf einem

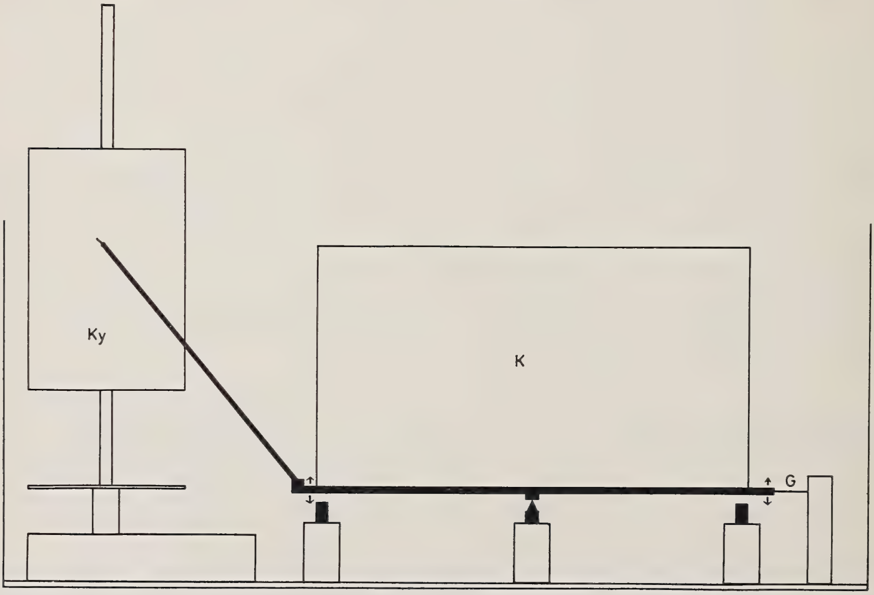


Abb. 1. Apparatur zur automatischen Registrierung der Aktivitätsverteilung. Erklärung im Text.

in der mittleren Querachse zweifach unterstützten Brett. Jede Ortsveränderung des Tieres in Richtung der Längsachse des Käfigs bewirkt einen Ausschlag des Brettes in vertikaler Richtung; als Rückholfeder wirkt ein Gummiband (G). Die Vertikalbewegungen werden durch eine starre Verbindung mit einer am Ende befindlichen Schweinsborste auf einen berußten Kymographen (Ky) übertragen. Bewegungen des Tieres innerhalb seines Schlafhäuschens oder in Richtung der Querachse des Käfigs werden in dieser Methode nicht registriert. Ein Vorteil gegenüber der Beobachtung liegt darin, daß Ruhepausen außerhalb des Schlafkästchens als solche registriert werden.

Die Aufzeichnungen nach (2) wurden unter natürlichen Lichtverhältnissen gemacht. Um die Ergebnisse mit denen vom November vergleichen zu können, wurde bei einem Tier (Nr. 3) zusätzlich die Aktivität unter Dauerbelichtung untersucht.

Zum Nahrungsbedarf

Die Länge des gesamten Verdauungstrakts wurde an einem verstorbenen, nicht konservierten Tier (Nr. 1) gemessen. Die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme wurde im November während der 6-tägigen Beobachtung registriert. Bei den vier Tieren wurde jeweils die Uhrzeit zu Beginn des Fressens notiert; die Dauer wurde nicht gemessen.

Die Länge der Verdauungszeit wurde durch Beobachtung festgestellt; einmal während eines Hungerversuchs, bei dem der Zeitpunkt der letzten Kotabgabe nach Versuchsbeginn notiert wurde; zum anderen in einem Versuch mit farbmarkiertem Futter. Dazu wurden Larven von *Tenebrio molitor* mit einer Mischung von Crom-III-oxid und Mehl im Verhältnis 1 : 1 gefüttert; diese wurden der Spitzmaus angeboten, und die Zeitspanne zwischen der ersten Aufnahme der so markierten Mehlwürmer und der Abgabe des ersten farbmarkierten Kotes wurde gemessen.

Zur Untersuchung der Frage, ob eine Beziehung zwischen Häufigkeit der Nahrungsaufnahme und Menge der aufgenommenen Nahrung besteht, wurde im Anschluß an die Aktivitätsbeobachtung im November 1970 für alle vier Tiere über 7 Tage die Nahrungsaufnahme in folgender Weise bestimmt:

Jeweils 10 oder 20 möglichst gleichgroße Mehlwürmer des 4. Larvenstadiums wurden gewogen und verfüttert. Vor der nächsten Fütterung wurden die Reste eingesammelt und durch Zählung der übriggelassenen Segmente gewichtsmäßig abgeschätzt.

Um den kalorischen Gehalt des verdauten Anteils der Nahrung zu bestimmen, wurden bei *Suncus* Nr. 2 im Februar über 8 Tage, bei *Suncus* Nr. 4 im April über 7 Tage Nahrungsmenge, Kot- und Harnstoffabgabe kontrolliert. Der Energiegehalt von Mehlwürmern, Kot und Harnstoff wurde kalorimetrisch bestimmt. Die Tiere wurden dabei in gereinigten Glaskäfigen ohne Einstreu gehalten. Täglich wurden Körpergewicht und Raumtemperatur kontrolliert. Die Menge der aufgenommenen Nahrung wurde wie oben beschrieben ermittelt. Nach Beendigung des Versuchs wurden Kot und Harnstoff gesammelt, im Trockenschrank bei 105 °C 24 Stunden lang nachgetrocknet und gewogen.

Trockengewichtsbestimmung von Mehlwürmern: Lebende Mehlwürmer wurden mit flüssigem Stickstoff übergossen und unter dauernder Zugabe des Kühlmittels im Mörser zerkleinert. Die Bruchstücke wurden in einer Vakuum-Gefriertrocknungsanlage bei —20 ° C bis zur Druckkonstanz getrocknet und dann gewogen.

Der Kaloriengehalt der getrockneten Mehlwürmer wurde mit einem Bombenkalorimeter durch drei Messungen bestimmt. Die Ergebnisse lagen innerhalb der bei diesem Gerät üblichen Streuung von 3 %. Der Kaloriengehalt von Kot und Harn konnte wegen der geringen vorhandenen Menge nur einmal gemessen werden.

In einem 6-stündigen Hungerversuch mit *Suncus* Nr. 2 wurde der Verlust an Körpersubstanz bei Nahrungsentzug überprüft. Alle 30 Minuten wurden Körpergewicht und Käfigtemperatur kontrolliert.

ERGEBNISSE

Das Aktivitätsmuster im Herbst

Aus der bisher einzigen Beobachtung der Aktivitätsverteilung von *Suncus etruscus*, die M.-C. Saint Girons (1957) an einem während mehrerer Monate in Gefangenschaft gehaltenen Tier machte, ergab sich kein Anhaltspunkt für einen Aktivitätsschwerpunkt zu irgendeiner Zeit des Tages oder der Nacht: „Aucun rhythme nyctéméral de l'activité n'a pu être mis en évidence ... Aucune pointe d'activité à l'aube ou au crépuscule n'a pu être mise en évidence."

Bei den vier von mir untersuchten Tieren zeigte sich im November 1970 ein ähnliches Ergebnis. Die Aktivitäts- und Ruhephasen verteilen sich nahezu gleichmäßig über Tag und Nacht. Abb. 2 verdeutlicht diese Regellosigkeit des Auftretens von sehr unterschiedlich langen Aktivitäts- und Ruhephasen. Sonnenaufgang und -untergang korrespondieren in keinem Fall mit irgendwelchen Aktivitätsmaxima oder -minima.

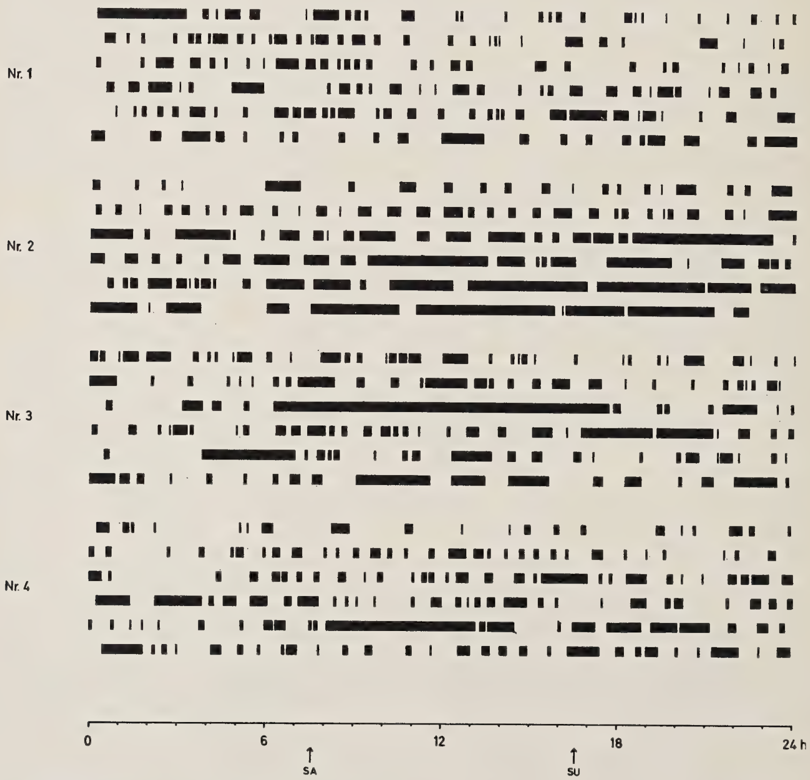


Abb. 2. Aktogramm von 4 Exemplaren von *Suncus etruscus* in der Zeit vom 11.—16. November 1970. SA: Sonnenaufgang, SU: Sonnenuntergang.

Die Gesamtaktivität der einzelnen Tiere ist durchaus unterschiedlich. Die Mittelwerte der aktiven Minuten pro Stunde für die einzelnen Tiere betragen:

Nr. 1	15,9 min
Nr. 2	31,9 min
Nr. 3	22,8 min
Nr. 4	16,1 min

Auch für die einzelnen Tage zeigen sich Schwankungen: Die Gesamtaktivität nimmt während der sechs untersuchten Tage durchweg zu. Das mag daran liegen, daß die Tiere kurz vor Beginn der Beobachtung in neue Käfige umgesetzt worden waren und sich deshalb zu Anfang mehr versteckt hielten. Mit der Zunahme der Gesamtaktivität korrespondiert eine Abnahme der Anzahl der aktiven Phasen.

Das Aktivitätsmuster im Frühling

Bei den Aufzeichnungen im April und Mai 1971 ergibt sich ein anderes Bild: Der Aktivitätsschwerpunkt liegt bei allen drei untersuchten Tieren eindeutig in der Nacht. Abbildung 3 zeigt als Beispiel das Aktogramm von *Suncus etruscus* Nr. 4 in der Zeit vom 21. bis 29. April.

Die Anzahl der aktiven Phasen pro Stunde nimmt in der Nacht gegenüber dem Tage nur wenig zu; die Anzahl der aktiven Minuten pro Stunde jedoch beträchtlich:

Nr.	Untersuchter Zeitraum	Beleuchtung	Aktivität (min/h)		Anzahl der aktiven Perioden pro h	
			Tag	Nacht	Tag	Nacht
2	5. 5.—11. 5.	Natürl. Licht	12,4	25,0	1,2	1,4
3	19. 5.—25. 5.	Natürl. Licht	9,5	30,9	0,9	1,1
3	26. 5.—28. 5.	Dauerlicht	4,7	19,6	0,6	1,4
4	21. 4.—29. 4.	Natürl. Licht	12,8	38,6	1,8	2,1

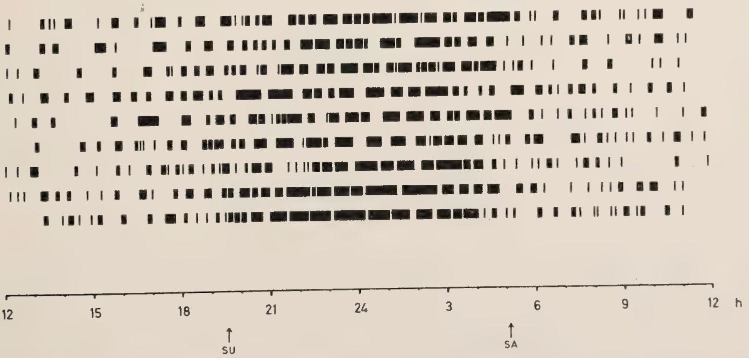


Abb. 3. Aktogramm von *Suncus etruscus* Nr. 4 im April 1971. SU: Sonnenuntergang, SA: Sonnenaufgang.

Das heißt: Die Verteilung der aktiven Perioden über Tag und Nacht ist annähernd gleichförmig, während deren Länge sehr unterschiedlich ist.

Bei der Aufzeichnung der Aktivitätsverteilung unter Dauerlicht bei *Suncus* Nr. 3 ergibt sich zwar ein Rückgang der Gesamtaktivität, der Unterschied zwischen Tag- und Nachtaktivität bleibt aber erhalten. Damit scheint mir ausgeschlossen zu sein, daß das Fehlen verstärkter Nachtaktivität im Herbst auf die Dauerbelichtung zurückzuführen ist.

Eine Zunahme der Gesamtaktivität während der Untersuchungszeit wurde im Frühjahr bei keinem der Tiere beobachtet; vermutlich deshalb, weil sie sich jeweils einige Tage vor Beginn der Aufzeichnungen an den neuen Käfig gewöhnen konnten.

Ein Vergleich der Gesamtaktivität des Frühlings mit der des Herbstes zeigt, daß die mittlere Stundenaktivität sich kaum verändert hat. Für die drei vergleichbaren Tiere Nr. 2, 3 und 4 beträgt der Mittelwert der aktiven Minuten pro Stunde 23,6 im Herbst und 21,5 im Frühjahr. Die Anzahl der aktiven Perioden pro Stunde ändert sich ebenfalls nur unbeträchtlich: 1,0 im Herbst und 1,4 im Frühling.

Ob die Änderung des Aktivitätsmusters von der Jahreszeit oder vom Alter der Tiere bedingt wird, kann erst in weiteren Untersuchnungen geklärt werden. Alle vier Exemplare waren im Herbst Jungtiere und im Frühling geschlechtsreif.

Verteilung der Nahrungsaufnahme

In Abbildung 4, in der die Uhrzeiten (nicht die Dauer) der Mahlzeiten dargestellt sind, zeigt sich, daß die Nahrungsaufnahme im Herbst, ebenso wie die Aktivität, ohne besonderen Schwerpunkt über die 24 Stunden des Tages verteilt ist. Die vier untersuchten Tiere nahmen im Durchschnitt 15, 26, 24 und 22 Mahlzeiten zu sich. Zwischen zwei Nahrungsaufnahmen lagen bei drei Tieren am häufigsten Abstände von 1 bis 20 Minuten, bei einem Tier von 21 bis 40 Minuten.

Ein Zusammenhang zwischen der Anzahl der Mahlzeiten pro Tag und der Menge der täglich aufgenommenen Nahrung konnte nicht festgestellt werden:

	Anzahl der Mahlzeiten pro Tag	Aufgenommene Nahrungsmenge pro Tag
Nr. 1	15	1,78 g
Nr. 2	26	1,65 g
Nr. 3	24	2,12 g
Nr. 4	22	1,73 g

Vergleich mit anderen Spitzmäusen

Die Beziehung zwischen Körpergröße (in g) und Aktivität (sowohl Anzahl der aktiven Phasen pro Tag als auch Gesamtaktivität in Minuten pro

Tag) erweist sich deutlich bei der Betrachtung systematisch sich nahestehender Tiere von unterschiedlichem Körpergewicht. Ich beschränke mich hier auf den Vergleich von Aufzeichnungen, die alle im Herbst gemacht wurden. Saint Girons (1966) untersuchte im November-Dezember die Aktivität eines Pärchens von *Crocidura russula* (ca. 9 g), Kaikusalo (1967) im Oktober die von drei Soricinen: *Sorex araneus* (ca. 9 g), *Sorex caecutiens* (ca. 6 g) und *Sorex minutissimus* (ca. 1,8 g). Abbildung 5 veranschaulicht die Beziehung dieser und der von mir bei *Suncus etruscus* (ca. 2,5 g) im November gefundenen Daten zum Körpergewicht: In Abbildung 5 a ist das Verhältnis von Körpergewicht (in g) und Anzahl der aktiven Phasen pro Tag, in Abbildung 5 b das Verhältnis von Körpergewicht (in g) und Gesamtaktivität (in min/24 h) aufgetragen.

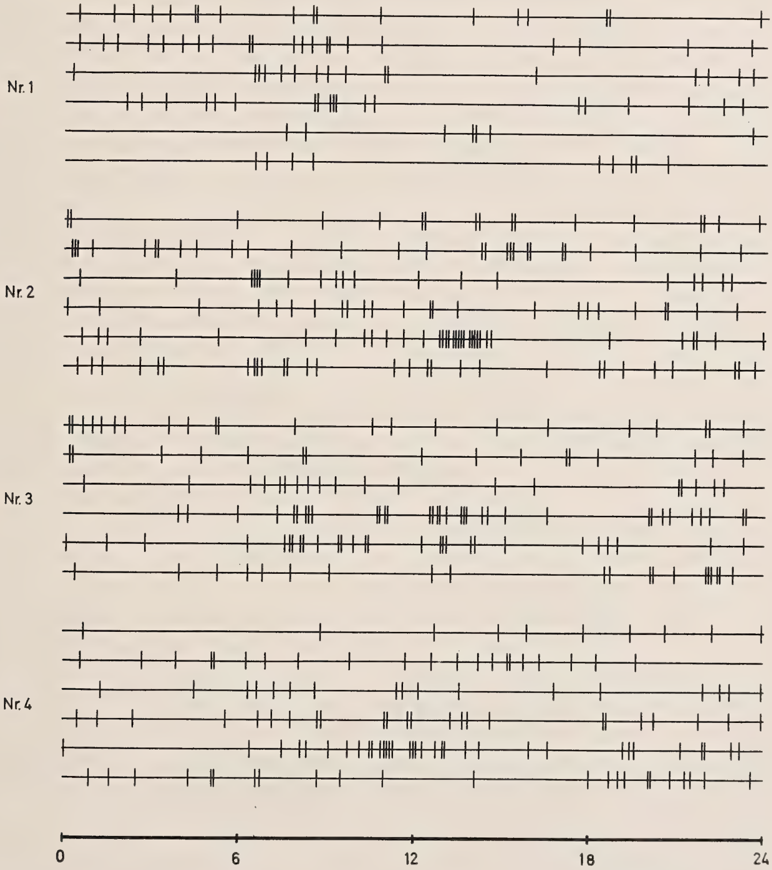


Abb. 4. Verteilung der Nahrungsaufnahme bei 4 Exemplaren von *Suncus etruscus* in der Zeit vom 11.—16. November 1970.

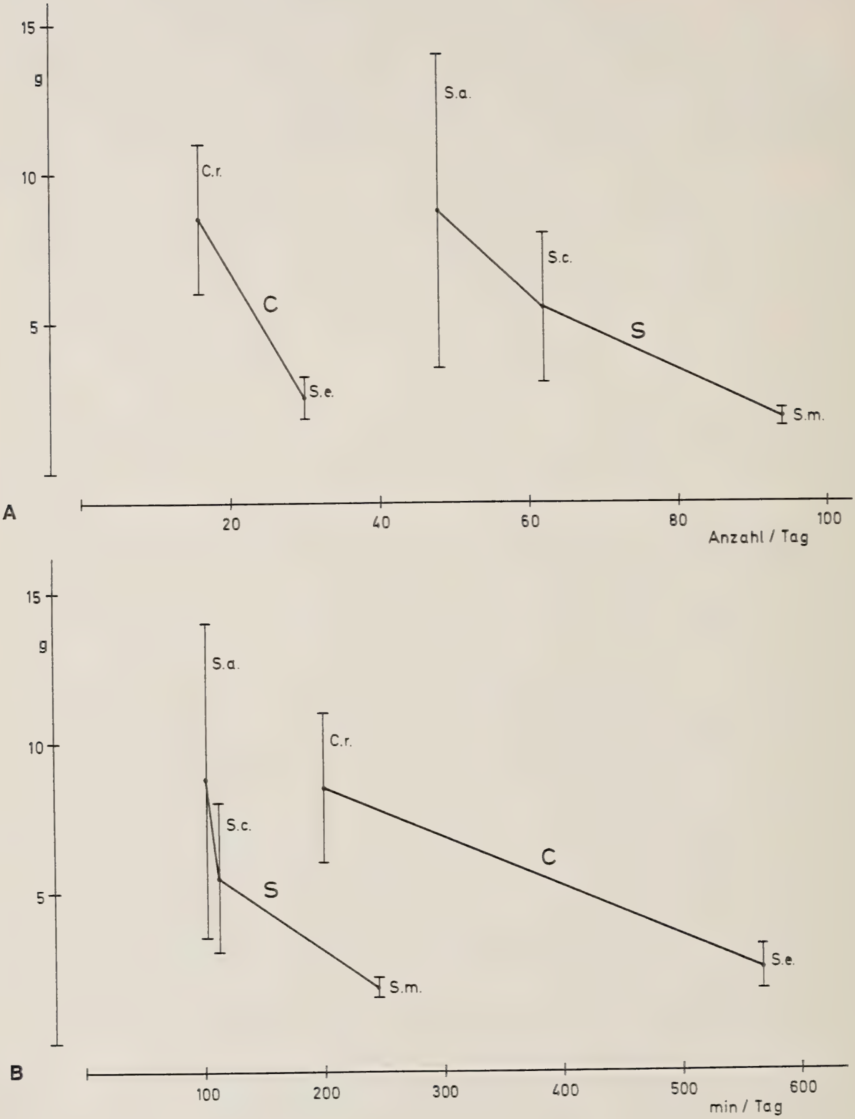


Abb. 5. Beziehung zwischen Körpergröße und Aktivität bei Soricinen (S) und Crocidurinen (C). — A: Verhältnis von Körpergewicht (in g) und Anzahl der aktiven Phasen pro Tag. — B: Verhältnis von Körpergewicht (in g) und Gesamtaktivität (in min/24 h). C. r.: *Crocidura russula*, S. e.: *Suncus etruscus*, S. a.: *Sorex araneus*, S. c.: *Sorex caecutiens*, S. m.: *Sorex minutissimus*. — Gewichtsangaben: für *Crocidura russula* aus Niethammer (1970), für die drei Soricinen aus Siivonen (1968).

Eines geht aus dieser Darstellung unmittelbar hervor, nämlich daß man Crocidurinen und Soricinen nicht ohne weiteres vergleichen kann, das heißt, daß der Begriff der „Verwandtschaft" bei einem Vergleich ziemlich eng gefaßt werden muß. Innerhalb der Unterfamilien der Soricinen und Crocidurinen ist die Beziehung zwischen Aktivität und Körpergewicht eindeutig. Bei abnehmendem Körpergewicht nimmt die Anzahl sowohl der aktiven Phasen pro Tag als auch der aktiven Minuten pro Tag zu. Dabei fällt auf, daß bei der Zahl der aktiven Perioden pro Tag die Soricinen insgesamt höhere Werte haben als die Crocidurinen, während diese in der Summe der aktiven Minuten pro Tag die Soricinen übertreffen. Diese letztere Tatsache widerspricht der häufig zitierten Auffassung, die Soricinen seien aktiver als die Crocidurinen. Man sieht, wie wenig exakte Aussage in dem Adjektiv „aktiv" liegt: Es kann sich sowohl auf die Verteilung als auch auf Zahl, Gesamtsumme oder Intensität aktiver Phasen beziehen.

Bezüglich der Häufigkeit der Nahrungsaufnahme liegt mir kein vergleichbares Material über größere Spitzmausarten vor. Für *Sorex tsherskii* (Unterart von *S. minutissimus,* etwa 3 g Körpergewicht) gibt es eine Angabe von Blagosklonov (1957), wonach das Tier in 24 Stunden 121 Mahlzeiten zu sich nahm.

Kalorimetrische Bestimmungen

Die kalorimetrische Bestimmung von Mehlwürmern und Kot + Harnstoff (Trockengewichte) ergab folgende Meßwerte:

Mehlwürmer	6400 ± 200 cal/g
Kot und Harnstoff	3400 ± 100 cal/g

Dem Trockengewicht von 1 g bei den Mehlwürmern entspricht ein Lebendgewicht von 2,79 g; das heißt, lebende Mehlwürmer enthalten etwa 2300 Kalorien pro Gramm.

Der relativ hohe Energiegehalt des Kotes ist vermutlich auf den hohen Anteil des unverdaulichen Chitins zurückzuführen.

Die Kontrolle der täglichen Nahrungsaufnahme und Kotabgabe wurde an zwei Tieren durchgeführt, die leider beide übergewichtig waren. Als „Normalgewicht" dürfte man bei *Suncus etruscus* etwa 2 g Körgergewicht (Kgw) annehmen, so daß zu vermuten ist, die hier gefundenen Umsatzraten pro g Kgw seien niedriger als im Normalfall. So möge man die vorliegenden Resultate nur als Anhaltspunkt für die bei weiteren Untersuchungen zu erwartenden Ergebnisse werten:

Nr.	Kgw (in g)	Nahrungsaufnahme		Kotabgabe (Trockengew.)	
		pro Tag (in g)	pro Tag pro g Kgw (in g)	pro Tag (in g)	pro Tag pro g Kgw (in g)
2	3,2	1,85	0,58	0,19	0,06
4	2,65	2,76	1,04	0,23	0,09

Die kalorische Bilanz ergibt sich danach so:

Nr.	Aufn. im Futter (cal/Tag/g Kgw)	Abgabe im Kot (cal/Tag/g Kgw)	Verdaut (cal/Tag/g Kgw)	Ausnutzung
2	1334	204	1130	85 %
4	2392	289	2103	88 %

Wie zu erwarten war, liegt der Wert für den täglichen Kalorienumsatz bei dem weniger übergewichtigen *Suncus* Nr. 4 erheblich über dem des stark verfetteten *Suncus* Nr. 2. Es ist also anzunehmen, daß ein normalgewichtiges Tier einen noch höheren Umsatz zeigen würde.

Barrett (1968) untersuchte den Nahrungsbedarf (junge Mäuse) bei einer 3,6 g schweren *Cryptotis parva;* sein Ergebnis läßt sich gut mit dem bei *Suncus* Nr. 2 vergleichen:

	Körpergewicht	Tägl. Umsatz pro g Kgw
Cryptotis parva	3,6 g	1160 cal
Suncus etruscus	3,2 g	1130 cal

Eigentlich müßte die Etruskerspitzmaus, da sie leichter ist, den höheren Umsatz zeigen. Daran ist sie aber (es handelt sich hier um das stark verfettete Tier), offenbar auf Grund ihrer verbesserten Wärmeisolation und der gleichzeitig verminderten Motilität, verhindert.

Dauer der Verdauungszeit

Die Gesamtdauer der Verdauung, das heißt die Zeit, die zwischen Aufnahme des Futters und Abgabe des Kotes liegt, beträgt etwa 1 bis 2 Stunden.

Bei einem Hungerversuch mit *Suncus* Nr. 2 beobachtete ich die letzte Kotabgabe (das Tier hatte unmittelbar vor Beginn des Versuchs gefressen) nach 123 Minuten. Bei der Verfütterung von farbmarkierten Mehlwürmern ergaben sich Verdauungszeiten von 97 und 58 Minuten.

An einem nicht konservierten Tier, das vermutlich an Altersschwäche zugrunde gegangen war, maß ich als Gesamtlänge des Verdauungstraktes 14,5 cm.

Schwankungen des Körpergewichts

Die relative Änderung des Körpergewichts unter extrem unterschiedlichen Ernährungsbedingungen innerhalb einiger Stunden ist beträchtlich. Zwei untergewichtige Tiere zeigten bei reichlichem Nahrungsangebot folgende Gewichtsveränderungen:

Ausgangsgewicht	Gewicht nach 6 Stunden	Gewichtsänderung in %	Gewichtsänderung in % pro Stunde
1,65 g	2,0 g	21,2	3,5
1,75 g	2,1 g	20,0	3,3

Bei dem Hungerversuch mit *Suncus* Nr. 2 änderte sich das Gewicht in 6 Stunden von 3,87 g auf 3,47 g, das heißt um 10,4 % des Ausgangsgewichtes (Abb. 6 A). Die Käfigtemperatur schwankte während der Beobachtungszeit zwischen 17 und 20° C. Während der ersten beiden Stunden wurde Kot abgegeben; die relative Gewichtsabnahme in dieser Zeit liegt deshalb über dem Mittelwert des stündlichen Verlustes von 1,8 % des jeweils erreichten Körpergewicht (Abb. 6 B). Benutzt man zur Berechnung nur die Meßwerte der folgenden 4 Stunden, in denen kein Kot mehr abgegeben wurde, so erhält man als relative stündliche Gewichtsabnahme 1,3 % des jeweiligen Körpergewichts. Nach fünfeinhalb Stunden fing das Tier an, apathisch zu werden, so daß der Versuch mit Ablauf der sechsten Stunde abgebrochen wurde.

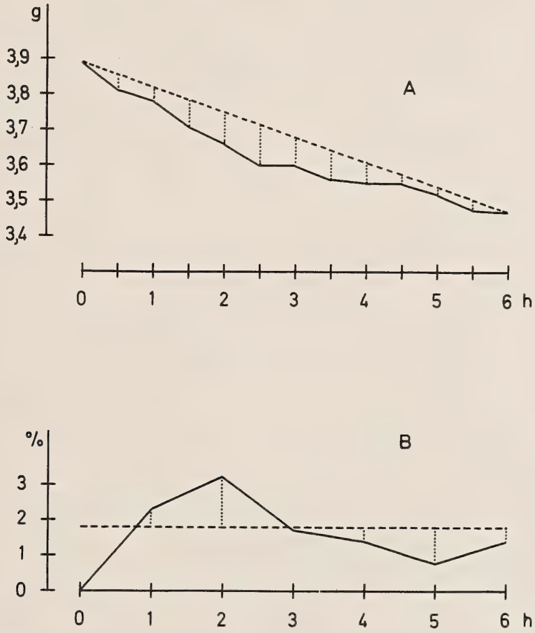


Abb. 6. Gewichtsverlust bei Hunger. — A: Abnahme des Körpergewichts. Durchgezogene Linie: Meßwerte, gestrichelte Linie: Mittelwert. — B: Prozentualer Verlust an Körpergewicht. Durchgezogene Linie: stündlicher Gewichtsverlust in % des jeweils erreichten Körpergewichtes, gestrichelte Linie: Mittelwert.

DISKUSSION

In der physiologischen Literatur wird bei vergleichender Betrachtung des Stoffwechsels gewöhnlich der Grundumsatz angegeben. Er ist nach der Regressionsgleichung für jedes beliebige Körpergewicht zu berechnen und sagt wenig darüber aus, wie ein Tier die Probleme, die ihm seine Umweltbedingungen und seine Lebensweise stellen, bewältigt. Bereits bei größeren Säugern ist die Verbindung von Hungerzustand und ruhigem Verhalten, die beide eine notwendige Voraussetzung für die Grundumsatzmessung sind, schwer vorstellbar. Nach Wald und Jackson (1944) ist die Antwort auf Futtermangel vermehrtes Umherlaufen. Für ein so kleines Tier wie die Etruskerspitzmaus ist Bewegungslosigkeit im Hungerzustand unmittelbar lebensbedrohend und kennzeichnet einen pathologischen Zustand.

Interessant ist es dagegen, die Daten für Grundumsatz und Spontanumsatz (= Aktivumsatz) verschieden großer Säuger zu vergleichen. Nach Brody (Mitchell 1962) ist der Spontanumsatz eher $W^{3/4}$ proportional als W. Er erklärt das damit, daß zwar der Mehrumsatz (im Gegensatz zum Grundumsatz) W^1 proportional sei, der Aktivumsatz jedoch wegen der langsameren Bewegungsweise größerer Tiere gegen eine Parallele zum Grundumsatz tendiere. Dem entspricht die Beobachtung von Cowgill (Mitchell 1962), der bei Hunden von 3,4 bis 15 kg Gewicht, unabhängig von der Körpergröße, eine Steigerungsrate von 83 % gegenüber dem Grundumsatz fand. Widersprüchlich dazu ist die Auffassung von Mitchell (1962), der bei Ratten eine Steigerungsrate von 5 bis 6 % feststellte, und für größere Säuger eine entsprechend dem Gewicht höhere Rate des Aktivumsatzes postuliert. Er zitiert Blaxter, der bei Schafen einen um 35 %, und Johnston und Newburgh, die beim Menschen einen um 61 % über dem Grundumsatz liegenden Spontanumsatz maßen.

Suncus etruscus müßte nach der Regressionsgleichung (bei einem Körpergewicht von 2,65 g) einen Grundumsatz von 2200 cal am Tag haben; der Aktivumsatz mit 5600 cal stellt eine Steigerung um 154 % dar. Diese Steigerungsrate unter den relativ ruhigen Bedingungen der Gefangenschaft wird beispielsweise vom Menschen nur unter äußerster Beanspruchung erreicht. Die Meßwerte bei *Suncus etruscus* (ebenso die von Barrett bei *Cryptotis parva*) passen also weder in die Auffassung von Brody noch in die von Mitchell. Sie sind meiner Meinung nach ein Indiz für die Bedeutung des Regelkreises Energiebedarf → Aktivität → Energieumsatz und dessen Rückwirkung wiederum auf den Energiebedarf bei einem so extrem kleinen homoiothermen Tier.

Zusammenfassung

1. An gefangenen Etruskerspitzmäusen *(Suncus etruscus)* wurden Aktivitätsmuster und Nahrungs- und Energiebedarf untersucht.
2. Im Herbst zeigten die Tiere eine arhythmische Verteilung der Aktivität; im Mittel waren sie 9,35 von 24 Stunden aktiv. Bei kaum veränderter mittlerer Gesamtaktivität und Anzahl der aktiven Perioden wurde im Frühjahr dagegen eine Verlängerung der nächtlichen Aktivitätsphasen und eine entsprechende Verkürzung am Tage registriert (Abb. 2 und 3).
3. Beim Vergleich der Aktivität von *Suncus etruscus* mit derjenigen anderer Spitzmausarten erwies sich, daß man Soricinen und Crocidurinen nicht ohne

weiteres miteinander vergleichen kann. Innerhalb dieser Unterfamilien nimmt die Aktivität bei abnehmendem Körpergewicht eindeutig zu (Abb. 5).

4. Die Verteilung der Nahrungsaufnahme erwies sich im Herbst als ebenfalls arhythmisch; im Mittel wurden täglich 22 Mahlzeiten aufgenommen (Abb. 4).
5. Die gesamte Aufenthaltsdauer der Nahrung im Verdauungstrakt betrug 1—2 Stunden.
6. Durch bombenkalorimetrische Bestimmung von Futter, Kot und Harnstoff wurde für zwei Tiere der tägliche Energieumsatz mit 1130 bzw. 2103 cal pro Gramm Körpergewicht bestimmt. Die Ergebnisse stimmen gut mit Barretts Messung an *Cryptotis parva* überein.
7. Unter extrem unterschiedlichen Ernährungsbedingungen wurden innerhalb von 6 Stunden eine Gewichtszunahme von etwa 20 % und ein Gewichtsverlust von etwa 10 % gemessen.
8. Das Verhältnis von Grundumsatz zu Aktivumsatz wird diskutiert.

Summary

1. Patterns of activity and bioenergetics of some captive Etruscan Shrews, *Suncus etruscus,* have been examined.
2. In autumn the distribution of active phases was found to be irregular, with an average of activity of 9,35 hours per day. In spring, on the other hand, an extension of the active phases at night and a corresponding contraction by day were registered, without any considerable change of medium total activity and number of phases.
3. Within the subfamilies Soricinae and Crocidurinae exists a relation between bodysize and activity: minor bodyweight implicates increasing activity. The difference between Soricinae and Crocidurinae is such that Soricinae present a higher number of active phases per day, whereas Crocidurinae have a higher total activity in minutes per day.
4. In autumn the pattern of food intake was irregular, too. The average amounted to 22 meals a day.
5. Food remained 1—2 hours in the intestinal tract.
6. By analysis of food, feces and urea with a bomb-calorimeter the bioenergetics of two animals were found to be 1130 and 2103 cal per g bodyweight per day. The results correspond to Barretts investigation of *Cryptotis parva.*
7. Abundance of food caused an increase in bodyweight of about 20 %, lack a decrease of about 10 % within 6 hours.
8. Discussion of the relation between basal metabolism and active metabolism.

Literatur

Barrett, G. W. (1969): Bioenergetics of a captive least shrew, *Cryptotis parva.* — J. Mammalogy, 50: 3, 629—630.

Blagosklonov, K. N. (1957): On the feeding habits and character of daily activity of *Sorex tsherskii* Ognev. — Zool. Zurn. 36: 3, 465—467.

Kahmann, H. und H. Altner (1956): Die Wimperspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1832) auf der Insel Korsika und ihre circummediterrane Verbreitung. — Säuget. Mitt. 4: 72—81.

Kaikusalo, A. (1967): Beobachtungen an gekäfigten Knirpsspitzmäusen, *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1870. — Z. Säugetierk. 32: 301—306.

Mitchell, H. H. (1962): Comparative Nutrition of Man and Domestic Animals. — Academic Press, New York and London.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. zool. Beitr. 13: 1—49.

— (1970): Über Kleinsäuger aus Portugal. — Bonn. zool. Beitr. 21: 89—118.

Poley, D. (1971): Kolibris — die kleinsten Vögel der Welt. — Z. Kölner Zoo 14: 1, 33—39.

Saint Girons, M.-C. (1957): Contribution à la connaissance de la Pachyure étrusque en captivité. — Mammalia 21: 69—76.

— (1966): Le rhythme circadien de l'activité chez les mammifères holoarctiques. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. A, XL, 3.

Siivonen, L. (1968): Nordeuropas Däggdjur. — Stockholm.

Spitzenberger, F. (1970): Erstnachweise der Wimperspitzmaus *(Suncus etruscus)* für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum. — Z. Säugetierk. 35: 2, 107—113.

Vogel, P. (1970): Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen. — Z. Säugetierk. 35: 3, 173—185.

Wald, G. und B. Jackson (1944): Activity and nutritional deprivation. — Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 30: 225—263.

Anschrift der Verfasserin: Adelheid Geraets, 53 Bonn, Weberstraße 50.

Kampf- und Kontaktverhalten bei Kolibris

Von

DIETER POLEY[1]), Heidelberg

Bislang unbefriedigend sind die Beobachtungen des Verhaltens von Kolibris im Freileben, und nicht minder unklar sind die Deutungen dieses Verhaltens. Mit einigen wenigen Ausnahmen (Skutch 1940, Wagner 1952 und 1959) werden die Kolibris von allen anderen Autoren als sehr aggressiv und streitsüchtig beschrieben. Unterstützt wird dieses Bild noch durch Gefangenschaftsbeobachtungen, die ebenfalls für die Aggressivität dieser Vögel zu sprechen schienen. Aus diesem Grunde erscheint es wichtig, das über mehrere Jahre hinweg von einigen Arten in Gefangenschaft gesammelte ethologische Material zu differenzieren und es mit eigenen Freilandbeobachtungen aus Mexiko zu vergleichen.

Das bislang als Komplex „Streit und Kampf" angesprochene inter- und intraspezifische Verhalten wurde speziell durch die Arbeiten von Wagner und Skutch revidiert und differenziert und zerfällt demnach in die drei Komponenten Kampf, Spiel und Balz. Da wegen der Schnelligkeit der Kolibris alle Freilandbeobachtungen weitgehend Stückwerk bleiben und die bisherigen Interpretationen des Verhaltens das Ergebnis vieler Einzelbeobachtungen sind, soll im folgenden der Versuch unternommen werden, eigene Gefangenschaftsbeobachtungen mit Freilandbeobachtungen zu vergleichen. Hält man Kolibris auf relativ engem Raum, so ergibt sich dabei zwangsläufig, daß Teil 1, also der Kampf, in mehr oder weniger ausgeprägter Form über Spiel und Balz dominiert. Die Situation der in solchen Kämpfen ständig Unterliegenden kann innerhalb weniger Stunden so katastrophale Folgen zeigen, daß man schließlich gezwungen wird, diese Tiere aus der Voliere zu isolieren. Die Abgrenzung der drei Komponenten Kampf, Spiel und Balz gelang nicht in allen Fällen hundertprozentig, da über das Verhalten der in Frage kommenden Arten Freilandbeobachtungen nicht oder nur spärlich existieren.

Die Freilandbeobachtungen wurden in den Monaten Juli, August und September 1971 in Mexico gemacht, und zwar in folgenden Gebieten:

Hochtal und umliegende Berge von Mexico D. F. (speziell Nationalpark „Desierto de los Leones"), Umgebung von Oaxaca und verschiedene Gebiete Süd-Chiapas (speziell Gegend von Huixtla und Tapachula). Diese Reise war nur mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und durch das großzügige Entgegenkommen der Duisburger Zoo AG, die mich für die zweite Hälfte der Reise vom Dienst freistellte, möglich. Herrn Dr. H. O. Wagner sage ich an dieser Stelle für die vielen fruchtbaren Diskussionen herzlichen Dank.

---

[1]) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Die Gefangenschaftsbeobachtungen wurden im Zoologischen Institut der TH Braunschweig und im Zoo Duisburg vorgenommen. Dabei wurden folgende Arten gehalten und über einen längeren Zeitraum beobachtet:

Amazilia amazilia
Agyrtria fluviatilis
Chlorostilbon gibsoni
Thalurania glaucopis
Colibri coruscans
Boissonneaua matthewsi
Heliodoxa jacula
Threnetes ruckeri
Phaethornis yaruqui
Anthracothorax nigricollis
Heliangelus viola
Doryfera ludoviciae
Amazilia franciae
Heliodoxa leadbeateri
Ionolaema schreibersii
Helianthea wilsoni
Aglaeactis cupripennis
Eriocnemis luciani
Eriocnemis vestita
Metallura thyriantina
Damophila juliae
Amazilia tzacatl
Amazilia amabilis

Im Zoo Duisburg wurden weitere Aufzeichnungen zu den genannten Verhaltensweisen bei Kolibris folgender Arten gemacht:

Colibri cyanotus
Colibri delphinae
Chlorostilbon melanorhynchus
Urochroa leucura
Hylocharis sapphirina
Ocreatus underwoodi
Aglaiocercus kingi
Campylopterus villaviscensio
Thalurania watertoni

Im Freiland konnten folgende Arten beobachtet werden:

Campylopterus rufus
Campylopterus hemileucurus
Colibri thalassinus
Abeillia abeillia
Hylocharis leucotis
Amazilia cyanura
Lampornis viridipallens
Lamprolaima rhami
Eugenes fulgens
Heliomaster longirostris
Archilochus colubris
Calypte anna
Amazilia rutila
Amazilia violiceps
Lampornis clemenciae
Lampornis amethystinus
Stellula calliope
Atthis heloisa
Selasphorus rufus

I. Agonistisches Verhalten

A. Gefangenschaftsbeobachtungen

Wie in Freiheit, so verteidigen die Kolibris auch in der Gefangenschaft ihren Sitzplatz, ihr Revier und ihre Futterquelle mit großer Zähigkeit. Dabei kann man verschiedene Verhaltensformen unterscheiden:

1. *Verteidigung des Sitzplatzes*

Colibri coruscans (Abb. 1). Nähert sich ein *C. coruscans* einem sitzenden Tier derselben Art, so erkennt man sein Vorhaben, sich zu setzen, an der Schnabelhaltung. Der Schnabel weist nach unten, also in Richtung des Astes, wenn der Anflug von oben erfolgt. Dieses „Astzeigen" mit dem Schnabel ist bei *C. coruscans* im Gegensatz zu kleineren Arten die Regel. Der auf dem Ast sitzende Vogel streckt seinen Schnabel dem anfliegenden entgegen und stellt seine Federohren ab. Sehr oft bringt er dann ein schrilles Rufen wie „tititriiitschitschitschi". Hat sich der Ankömmling niedergelassen, spreizt der Verteidiger seinen Schwanz und sticht mit dem Schnabel in die Richtung des Angreifers. Sehr häufig stellt er dabei die Flügel etwas ab. Der Angreifer hat seinen Schwanz ebenfalls gespreizt, was einmal durch den Bremsflug beim Landen bedingt sein, zum anderen Aggressivität ausdrücken kann. Der Anflug kann auch mit zusammengelegtem Schwanz erfolgen, in jedem Falle aber mit abgestellten „Ohren". Außerdem schlägt der Anfliegende auch nach dem Setzen noch ein wenig mit den Flügeln und sticht mit dem Schnabel in die Richtung des Sitzenden. Diese Schnabelfechterei geht so lange weiter, bis einer der beiden Kolibris unter ständigem Trippeln auf dem Ast eine Position außerhalb der Schnabelreichweite des anderen gefunden hat. Nun unterbleibt das gegenseitige Androhen, Flügel und „Ohren" werden angelegt, der Schwanz zusammengefaltet. Dieses latente Stadium bleibt bis zum Abflug oder irgendeiner anderen Bewegung eines der beiden Rivalen bestehen. Ein Putzen des Verteidigers, wohl als Übersprungsbewegung, habe ich nur selten beobachtet. Bei Putzbewegungen eines Partners nimmt der andere sofort mit abgestellten „Ohren" und Flügeln sowie mit gespreiztem Schwanz die Aggressivitätshaltung ein. Meist

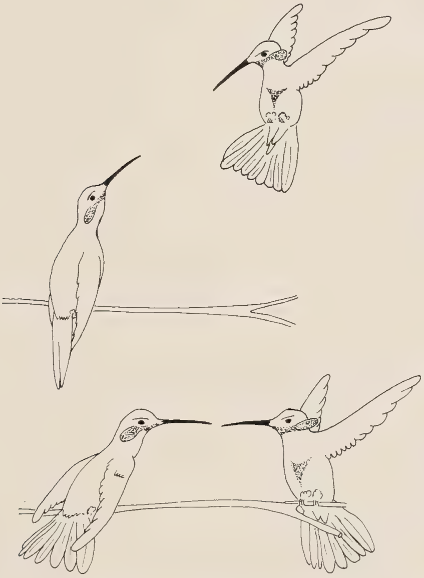


Abb. 1. Anflug eines *Colibri coruscans* auf einen besetzten Ast (oben) mit anschließendem Schnabelfechten (unten)

kommt es dann zum plötzlichen Angriff mit beiderseitigem Auffliegen und zum wirklichen Flugkampf. Dabei fliegen die Tiere mit weit geöffneten Schnäbeln und nach vorn gestreckten Füßchen aufeinander los. Fliegt der Angreifer aus der latenten Situation zuerst wieder ab, wird er vom Revierinhaber noch eine kurze Strecke mit schrillen Rufen verfolgt. Fliegt der Verteidiger — unter Rufen — ab, erfolgt keine Reaktion beim Angreifer.

Setzen sich Kolibris kleinerer Arten in geringer Entfernung neben *C. coruscans,* so genügt schon die Aggressivitätshaltung und ein schrilles Rufen, damit sie sich entfernen.

In Extremfällen, meist im Zuge der noch zu behandelnden Luftkämpfe, kommt es zu einem Auffliegen des Angreifers auf den Revierinhaber. Aus dieser Situation entwickeln sich sofort wieder Luftkämpfe.

Phaethornis yaruqui und *Threnetes ruckeri* (Abb. 2). Die Verteidigung des Sitzplatzes findet in der gleichen Art wie bei *C. coruscans* statt. Dabei öffnen beide Tiere ihre langen gebogenen Schnäbel, so daß deren meist grell gefärbten Innenseiten zu sehen sind; bei *Ph. yaruqui* sind sie blutrot, bei *Th. ruckeri* schwefelgelb. Das latente Stadium ist immer kürzer als bei *C. coruscans,* und stets fliegt einer der beiden auf, um den noch Sitzenden von hinten oben anzugreifen. Der Sitzende streckt dem Angreifer immer den geöffneten Schnabel entgegen, während dieser in kurzen Bögen vor oder hinter ihm herumschwirrt. Aus diesem kombinierten Luft-Sitz-Kampf geht dann ebenfalls der echte Luftkampf hervor.

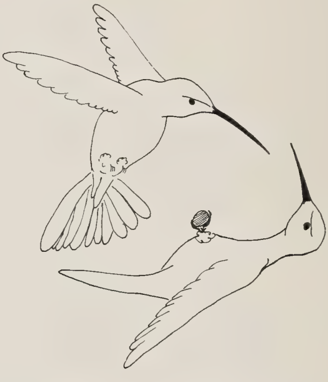


Abb. 3. Rolle rückwärts bei *Amazilia*

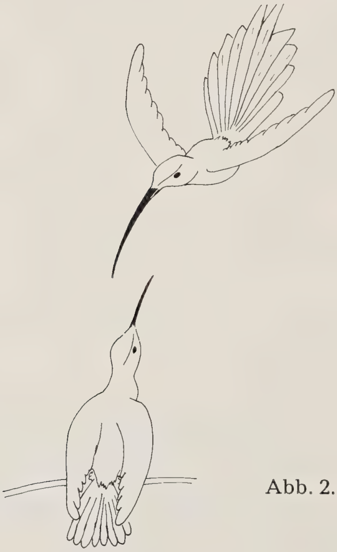


Abb. 2. Anflug von *Phaethornis yaruqui* an einen von *Amazilia franciae* besetzten Ast

Arten der Gattung *Amazilia* — *Agyrtria* — *Chlorostilbon.* Wird ein sitzender Kolibri angegriffen, so geschieht dies immer in der für diese Tiere charakteristischen Weise von hinten oben. Das bei *Colibri coruscans* häufig beobachtete Schnabelfechten findet bei den kleineren Arten der Gattung *Amazilia* nur sehr selten statt. Allerdings konnte es auch interspezifisch beobachtet werden, z. B. zwischen *Amazilia tzacatl* und *A. franciae.* Der Anflug von oben erfolgt stumm. Durch das Fluggeräusch alarmiert, streckt der Sitzende seinen Schnabel dem Ankömmling entgegen und spreizt seinen Schwanz. Häufig hört man dann rauhe Rufe. Kommt der Angreifer genau von hinten oben, so biegt der Angeflogene seinen Kopf bis fast auf den Rücken, um seinen Schnabel in die Richtung des Angreifers zu bringen. Der Schnabel ist dabei leicht geöffnet. Um aus dem Bereich des ihm entgegengereckten Schnabels zu bleiben, läßt sich der Angreifer etwas nach unten absinken. Darauf kippt der Angegriffene häufig in einer halben Rolle rückwärts um den Ast und streckt nun am Ast hängend weiterhin seinen Schnabel dem Angreifer entgegen (Abb. 3). Nach kurzem Verharren in dieser Haltung läßt sich der angegriffene Kolibri vom Ast fallen, wendet in der Luft und liefert dem Angreifer ein Luftgefecht.

Doryfera johannae. Die Kolibris dieser Art verteidigen ihren Sitzplatz nur mit Schnabeldrohen, wobei der sehr lange und spitze Schnabel leicht geöffnet wird. Läßt sich der Angreifer von dieser Drohhaltung nicht einschüchtern, fliegt der Verteidiger auf, und es kommt sofort zum Luftkampf.

Damophila juliae (Abb. 4). Als Sonderfall darf die mehrfach beobachtete elegante und äußerst wirksame Angriffsform gelten, die zwei Weibchen von *D. juliae* zeigten. Das eine Weibchen stürzte sich auf das ruhig auf einem Ast sitzende andere und setzt sich sofort auf den ihm entgegengereckten Schnabel, den seine Krallen umfaßten und schlossen. Durch sein Gewicht wurde der Kopf des nun völlig hilflosen, attackierten Weibchens nach unten gezogen; einem weiteren Absinken wirkte das angreifende Weibchen durch Schwirren entgegen. Dabei stach es mit seinem

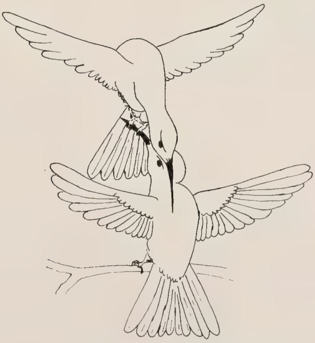


Abb. 4. Kampfverhalten bei *Damophila juliae*

Schnabel immer in den Rücken des wehrlosen Weibchens. Dieses brachte es schließlich fertig, eine halbe Rolle rückwärts um den Ast zu machen, was zur Trennung der beiden und anschließendem Luftkampf führte. Das Männchen zeigte dieses Verhalten nie, wurde aber auch nie in dieser Form angegriffen.

Eine mit *Damophila juliae* nahe verwandte Art, *Thalurania glaucopis,* zeigte größeren Kolibris gegenüber das gleiche Angriffsverhalten, das ich wiederum nur bei Weibchen beobachtete. Allerdings waren die Angegriffenen stärker als der Angreifer, so daß sie sich diesem meist durch Abflug entziehen konnten.

2. *Luftkämpfe*

Das Ziel eines Luftkampfes ist immer die Vertreibung eines anderen Kolibris vom Futterplatz oder aus dem Revier. Je nach Art der Verteidigung und des Eindringlings wird eine der folgenden Verhaltensweisen gezeigt:

a) Rauhes, scharrendes Schimpfen beim Nahen eines kleineren Kolibris,

b) Rufen und Aggressivitätshaltung bei gleicher Größe oder gleicher Art des Gegners,

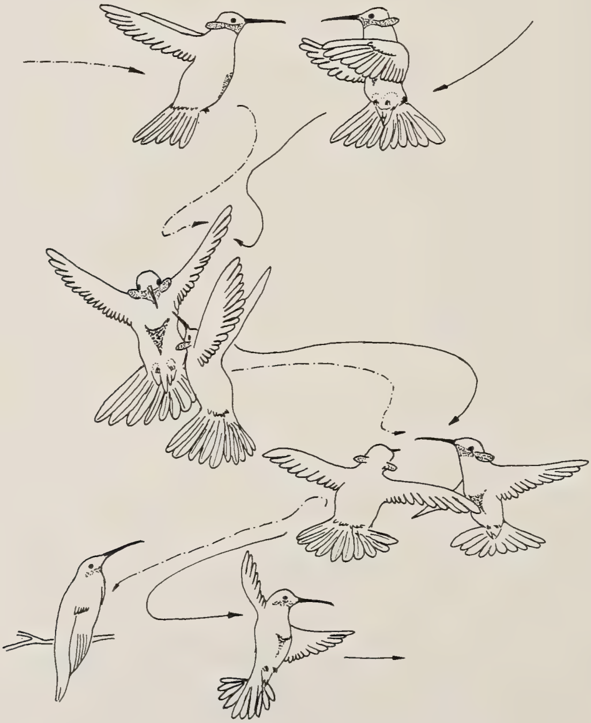


Abb. 5. Luftkampf bei *Colibri coruscans*

c) sofortiges Auffliegen mit weit gefächertem Schwanz und Rufen als Fortsetzung von b),

d) Zusammenprall der beiden Gegner in der Luft zu einem Kampf oder einer längeren Verfolgungsjagd.

Colibri coruscans (Abb. 5). Fliegt ein Tier derselben Art in geringer Nähe an einem Sitzenden vorbei, so wird in jedem Falle unter Kopfvorstrecken gerufen, manchmal auch die Aggressivitätshaltung eingenommen, oder es wird sogar verfolgt. Bei der Drohhaltung läßt *C. coruscans* die Flügel seitlich abgestellt hängen und stellt die Federohren etwas ab. Der Schwanz bleibt im Anfangsstadium noch zusammengefaltet. Erst wenn diese Drohhaltung ignoriert wird, kommt ein Fächern des Schwanzes dazu. *C. coruscans* besitzt eine „kugelförmige Drohzone", wie sie von Immelmann (1961) für die australischen Meliphagiden beschrieben wurde. Während der Drohhaltung singt *C. coruscans* unter Flügelzittern den Gegner an. Im Gegensatz zum etwas leiseren und wohltönenderen Gesang ist dieses Abwehrsingen ein regelrechtes Kreischen, das von einem harten Schnärrlaut eingeleitet wird.

Die in ihrer Intensität recht unterschiedlichen Droh- und Verteidigungshandlungen sind in erster Linie durch das Allgemeinbefinden des Tieres bedingt. So tritt in Gefangenschaft eine scheinbare Rangordnung auf, die sich aber mehr in der Verdrängung des jeweils Schwächeren als in einer geordneten Reihenfolge äußert.

So habe ich beobachtet, daß in einer mit sechs *C. coruscans* besetzten Voliere der schwächste von den anderen fünf so bedrängt wurde, daß er sich nicht mehr zu rühren wagte. Alle fünf saßen in geringer Entfernung um ihn herum und griffen ihn bei der geringsten Bewegung an. Innerhalb weniger Stunden hatte sich die Situation soweit verschärft, daß bei scheuchenden Handbewegungen nur noch die fünf Starken aufflogen. Gegen Abend und 10 Stunden später, ließ sich der geschwächte Vogel ohne Schwierigkeiten mit der Hand greifen.

Sehr häufig wird ein Reviereindringling verfolgt. Je nach seiner Stärke versucht er zu entkommen, wobei er viele Haken in der Luft schlägt, oder er stellt sich zum Kampf. Ein solcher Luftkampf läuft immer sehr rasch ab. Beide Tiere „stehen" sich in der Luft mit gespreizten Schwänzen und abgestellten Federohren gegenüber. Aus dieser Grundstellung heraus sind zwei Varianten möglich:

a) Einer von beiden stürzt plötzlich los und klatscht dem anderen die Flügel an den Körper. Beim Vorschnellen werden die Füße und der geöffnete Schnabel nach vorn gestreckt. Danach verkrallen und verbeißen sie sich ineinander und wirbeln unter schrillen Kreischen und Flügelklatschen schnell zu Boden. Dieser Vorgang läuft so rasch ab, daß es unmöglich ist, ihn genau zu verfolgen. In der Mehrzahl der Fälle trennen sich die

Vögel, noch bevor sie auf den Boden fallen. Nicht selten habe ich beobachtet, daß beim Durchfallen bis auf den Boden einer auf dem anderen saß. In solchen ausweglosen Situationen läßt der Unterlegene dann ein typisches Angstgeschrei hören.

b) Diesem unter a geschilderten Luftgefecht steht der reine Kommentkampf gegenüber. Die Schnäbel der beiden voreinander Schwirrenden berühren sich fast, und es erfolgt ein Hin- und Herstoßen auf eine Distanz von nur wenigen Zentimetern. Jedem Vorstoß des Gegners weicht der Angegriffene geschickt aus und geht im nächsten Augenblick selbst zum Vorstoß über. Dieses Vorschnellen erfolgt allerdings nicht nur in einer auf die Vorderseite des Partners zielenden Attacke, vielmehr versucht jeder den anderen von oben oder seitlich anzugreifen. Der so Angegriffene weicht jedesmal geschickt aus, indem er dem anderen nur die Vorderseite bietet. Nur ein einzigesmal habe ich beobachtet, daß sich aus solch einem Kommentkampf eine richtige Schlägerei entwickelte. Vielmehr kann sich jeder der beiden Kämpen in jeder Phase dieses Streites mit zusammengelegtem Schwanz und angelegten Federohren zurückziehen.

Dieses Zurückziehen mit „eingezogenen Aggressionszeichen" geht ziemlich unmittelbar in die Verbergereaktion über, die übrigens bei allen in Gefangenschaft beobachteten Arten festgestellt wurde. Aus jeder Art von Streit heraus flieht der Unterliegende in eine dichte Deckung, wo man ihn dann in seiner starren, schlanken Haltung kaum entdecken kann. Nur in ganz wenigen Fällen, meist nach sehr langen Streitereien und Kämpfen habe ich beobachtet, daß der Verfolger auf den in Verbergehaltung Verharrenden mit dem Schnabel einstach. In solchen Situationen lassen die angegriffenen Tiere das schrille Angstgeschrei hören. Meist erfolgte ein solches Versagen der Verbergehaltung nach den unter a) beschriebenen Kämpfen. Es scheint in diesen speziellen Fällen so zu sein, daß das Aggressionspotential des Angreifers noch nicht genug erschöpft ist und es somit zu diesem sehr seltenen Verhalten kommt. Daß wohl nur eine Schwellenerniedrigung des Aggressionsdranges als Erklärung dieser Erscheinung in Frage kommt, geht sehr deutlich aus dem Normalverhalten von zwei ungleich starken Tieren *(Colibri coruscans)* hervor, die in einer deckungslosen Voliere gehalten wurden. Es stand ihnen nur ein einziges Futterröhrchen zur Verfügung, um das in der Regel sehr heftig gerauft wurde. Doch führte die vom β-Tier auf einem kahlen Ast gezeigte Verbergereaktion meist zur Beendigung des Konfliktes. Der durch die Verbergereaktion nicht gestoppte Aggressionsbetrieb kommt bei *Colibri coruscans* nicht sehr häufig, sondern nur nach längeren Kämpfen und bei der Revierverteidigung zum Vorschein.

Eine Demutsstellung (Abb. 6) habe ich verschiedentlich bei Überraschungsangriffen von hinten beobachtet. Dabei duckt sich der Angegriffene auf den Ast, läßt Schwanz und Kopf hängen und rührt sich dabei nicht. Der Angreifer ließ in jedem Falle von ihm ab.

Nicht immer ist die Futterquelle Mittelpunkt des Territoriums, so vertreiben die Tiere andere von oft 2—3 m entfernt hängenden Röhrchen in der oben beschriebenen Manier. Die meist von hinten angegriffenen Vögel lassen sich blitzschnell nach unten durchfallen oder es kommt zum Kampf. Das Angreifen erfolgt bei *Colibri coruscans* in der Regel mit schnarrenden und zischenden Rufen. Weicht der Angegriffene nicht, so wird er mit dem Schnabel in den Rücken gestochen, in seltenen Fällen fliegen dabei Federn.

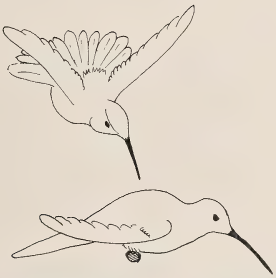


Abb. 6. Demutsstellung bei *Colibri coruscans*

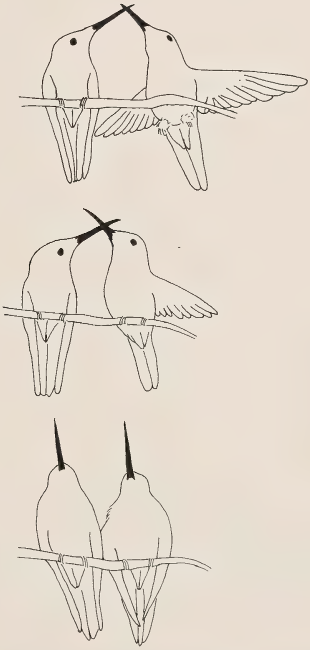


Abb. 7. Schlafgemeinschaft zwischen *Amazilia tzacatl* und *Amazilia franciae:* oben: Anflug von *tzacatl* (zusammengelegter Schwanz!), Mitte: Setzen und kurzfristiger Schnabelkontakt, unten: Zusammenrücken mit Körperkontakt

Nicht nur arteigene, sondern auch andere Kolibriarten werden von den bevorzugten Sitzplätzen oder von Futterröhrchen vertrieben. Dies geschieht durch Anfliegen mit gefächertem oder zusammengestelltem Schwanz, häufig wird dabei schnarrend gerufen. Das Vertreiben führt sehr oft zum Erfolg, wenn *Colibri coruscans* nur seinen rauhen Ruf ausstößt. Die so angerufenen kleinen Kolibris räumen schnell das Feld. Werden sie dabei verfolgt, was in 50 % der Fälle eintritt, suchen sie meist dichte Vegetation auf und setzen sich schnell, wobei sie sich ganz schlank machen. Die Flügel werden an den Körper gepreßt und der Schwanz bleibt zusammengestellt. Der Tarneffekt des Stillsitzens bei der Verbergereaktion wird durch die meist grün gefärbten Rücken noch verstärkt. Außerdem blitzen die prächtig gefärbten Gefiederpartien im Schatten der Blätter nicht auf. Kolibris, die den Raum noch nicht genau kennen, fliegen im Gegensatz zu den erfahrenen Tieren immer nach oben.

Phaethornis yaruqui und *Threnetes ruckeri*

Das intraspezifische Kampfverhalten entspricht weitgehend dem von *Colibri coruscans.* Die Stellung des Schwanzes, gefächert oder zusammengestellt, ist ein Zeichen für den Aggressionszustand des Tieres. Besonders auffällig ist das ständige Wippen mit dem Schwanz, bei höchster Erregung habe ich einen Wippwinkel von 90° registriert. Flieht das unterlegene Tier in die Vegetation, wird die Verbergehaltung eingenommen. Sowohl bei diesem Verhalten als auch bei der nur selten beobachteten Demutsstellung wippt der Unterlegene nie mit dem Schwanz.

Werden sitzende Kolibris anderer Arten angegriffen, so spreizt der angreifende *Phaethornis yaruqui* den keilförmigen Schwanz extrem nach oben, der Rumpf liegt waagerecht in der Luft, Kopf und Schnabel zeigen nach unten auf den Gegner. Dabei fliegt er in kurzen Bögen vor dem Sitzenden hin und her und läßt in höchster Erregung einen scharfen, schnalzenden Laut hören.

Arten der Gattungen *Amazilia* — *Agyrtria* — *Chlorostilbon*

Die kleineren Arten dieser Gattungen kennen keinen Kommentkampf. Ihre aggressiven Handlungen gliedern sich deutlich in:

a) Angriff mit sofortiger Flucht des Angegriffenen und

b) Angriff und heftiges Zusammenprallen mit dem Angegriffenen.

Diese zwei Verhaltensweisen sind sowohl während der Revierverteidigung als auch bei der Verteidigung des Futterröhrchens und des Sitzplatzes zu beobachten.

1. Angriff mit sofortiger Flucht des Angegriffenen

Alle beobachteten *Amazilia*-Arten greifen mit gespreiztem Schwanz an, wobei fast immer der arteigene Angriffsruf zu hören ist. Die Angegriffenen flüchten sofort, ebenfalls mit gespreiztem Schwanz und laut rufend. Aus diesem Verhalten entwickelt sich nur selten ein regelrechter Kampf. Nach einigen Runden durch die Voliere läßt der Verfolger schließlich ab. Besonders auffallend ist es, daß die Verfolgten dem Angreifer immer den Rücken zukehren. Setzt sich der Angegriffene und ist der Verfolger unmittelbar hinter ihm am Sitzast, so nimmt der Sitzende sofort die

Demutsstellung ein, die Flügel und der Schwanz sind dabei — im Gegensatz zu *C. coruscans* — nach oben erhoben. In einem Fall beobachtete ich, daß sich der Verfolger im Rückengefieder des vor ihm Fliegenden festbiß, und sie beide so einige Runden durch die Voliere flogen.

Sehr selten habe ich die andere Demutshaltung bei der Gattung *Amazilia* beobachtet, bei der sich das angegriffene Tier auf dem Ast zusammenduckt, worauf der Angreifer von ihm abläßt.

2. *Ernsthafter Kampf*

Beim ernstlichen Kampf fliegen die Kolibris mit leicht geöffneten Schnäbeln, gespreizten Schwänzen und nach vorn gehaltenen Füßen aufeinander los. Beim Zusammenprall hört man wiederholt das Klatschen der Flügel. Die Gegner verkrallen sich ineinander und wirbeln zu Boden. Meist lösen sie sich kurz über der Erde voneinander, um dann in einiger Höhe erneut mit dem Streit zu beginnen. In einigen Fällen lag auch einer auf dem Boden und der andere saß darauf oder einer hatte sich in den Federn des anderen verbissen und wurde im Fluge hinterhergezogen. Kolibris können sich aber keine ernsthaften Wunden beibringen. Für die spitzen, aber nicht sehr harten Schnäbel ist die Haut zu dick, um durchstoßen zu werden. Die nadelfeinen Krallen können kaum durch das dichte Gefieder dringen.

Diese beschriebenen Verhaltensweisen können sich bei der Verteidigung des Territoriums oder der Nahrungsquelle ergeben.

Die Angriffslust erkennt man bei den kleinen Kolibri-Arten ebenso wie bei *Colibri coruscans* an den gefächerten, zur Seite gestellten Flügeln und dem gespreizten Schwanz. Eine Verwechslung mit der Trockenhaltung nach dem Bad, bei der ebenfalls der Schwanz gespreizt wird, ist ausgeschlossen, da die Flügel dabei immer dicht an den Körper gelegt werden.

Aglaeactis cupripennis

Die beobachteten Streitereien dieser Art können nicht in das bisher verwendete Schema eingeordnet werden. Meist liefen hier die aggressiven Aktionen nach einem ziemlich festen Schema ab:

a) Das aggressiv gestimmte Tier fliegt mehrmals am anderen sitzenden vorbei und klatscht dabei mit den Flügeln, um sich

b) gleich darauf von unten an den besetzten Ast anzuklammern, woraufhin beide Tiere die Flügel waagerecht abstellen, die Schwänze spreizen und mit den Schnäbeln aufeinander einstechen.

c) Nach kurzer Zeit fliegt der sich bis dahin defensiv verhaltende Kolibri auf und versucht seinerseits anzugreifen, woraus sich ein Luftgefecht entwickelt, und beide Vögel unter schrillen Rufen zu Boden wirbeln.

d) Anschließend sitzen sich die beiden noch kurze Zeit in Drohhaltung, also mit gespreizten Schwänzen und abgestellten Flügeln gegenüber, bis einer der beiden Kolibris auffliegt, um nach einiger Zeit wieder mit dem unter a) beschriebenen Flügelklatschen zu beginnen.

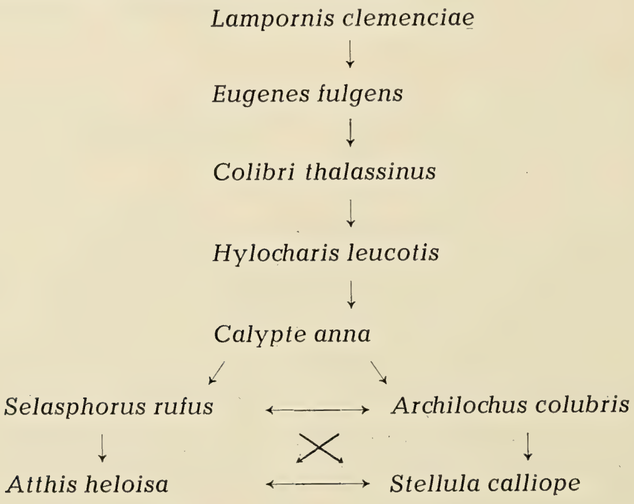
Wie einige andere Kolibriarten *(Eriocnemis, Metallura)* stellen auch die *Aglaeactis*-Arten beim normalen Landen auf einem Ast die Flügel noch einmal nach oben auf, so wie es z. B. viele Limikolen tun. Im Gegensatz zu dieser Verhaltensweise werden die Flügel beim Androhen stets waagerecht vom Körper abgestellt, nie aber in die Höhe gereckt. Ich hatte besonders beim Anblick des normalen Landens von *Aglaeactis* den Eindruck, als ob durch das Hochheben der Flügel die prächtig gefärbten Federn des Unterrückens und Bürzels zur Schau gestellt werden sollen.

Das Verhalten der anderen Arten gleicht weitgehend der *Amazilia-Agyrtria-Chlorostilbon*-Gruppe, weswegen sie nicht gesondert behandelt werden.

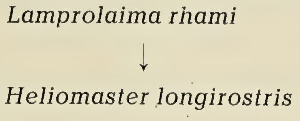
B. Freilandbeobachtungen

Während des Aufenthaltes in Mexiko beobachtete ich Kolibris, deren Aufzählung den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde, in den verschiedensten Biotopen und Höhenlagen. Generell finden sich die verschiedenen Arten mehr oder weniger zufällig an solchen Stellen zusammen, wo ihnen Blumen Nektar und Insekten versprechen, also in Gärten, Parks, auf blühenden Kahlschlägen usw. Dabei handelt es sich ausschließlich um Tiere, die nicht fortpflanzungsaktiv sind und lediglich Nahrung für den eigenen Bedarf suchen. Ist diese ausreichend vorhanden, ballen sich hier die Kolibris zusammen und besetzen Reviere. In einem blühenden Garten von ca. 220 m Länge und 100 m Breite versammelten sich schätzungsweise 60 bis 70 Kolibris der verschiedensten Arten. Bei solchen Ansammlungen sind Zusammenstöße bei den Nahrungsflügen unvermeidbar. Gestaffelt nach der Größe der einzelnen Arten war eine „Rangordnung" festzustellen:

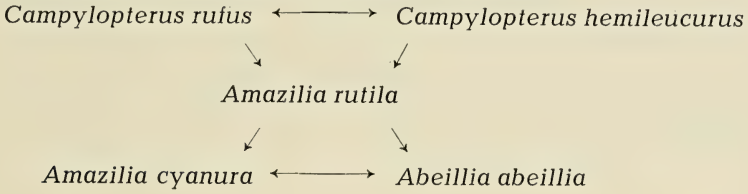
1. Kolibris im „Desierto de los Leones"



2. Kolibris auf dem „Monte Alban“ bei Oaxaca



3. Kolibris auf der Kaffeefinca „Irlanda“, Chiapas



Beim Zusammentreffen der verschiedenen Arten waren gewisse Gesetzmäßigkeiten im Drohverhalten festzustellen: Jede Kolibriart hat ein gewissermaßen arteigenes Fluggeräusch, auf das man sich selbst als Beobachter einhören kann. Von den Kolibris selbst wird es wohl genauer bestimmt werden können. Beim Auftauchen einer größeren Art räumen die kleineren, oftmals nur durch das hinter ihnen ertönende Fluggeräusch alarmiert, unverzüglich das Feld und verbergen sich in dichter Vegetation. Bei gleichgroßen Kolibris bzw. bei der eigenen Art wirkt das Fluggeräusch des Angreifers nur in seltenen Fällen fluchtauslösend. Meist wurde beim Zusammentreffen gleichgroßer Arten die folgende Verhaltensweise des „Angreifers“ beobachtet:

1. Der aggressiv gestimmte Kolibri nähert sich dem anderen — meist handelt es sich um einen Reviereindringling — im raschen Geradeausflug, der sich deutlich vom normalen distanzfördernden, wellenförmigen Flug unterscheidet. Das Fluggeräusch ist dabei lauter und erfüllt in etwa der Hälfte der Fälle den beabsichtigten Zweck — der Gegner räumt das Feld.
2. Erst wenn diese Methode nicht erfolgreich ist, werden laute, schrille oder schnarrende Kreischtöne in Verbindung mit dem besonders lauten Fluggeräusch dazu benutzt, den Gegner zu vertreiben.

Bei solchen Begegnungen von Kolibris an Nahrungsquellen im Freiland kommt es höchst selten vor, daß sich die beiden Kämpen miteinander in einem Kommentkampf oder gar in einem Beschädigungs- oder Luftkampf messen. Vielmehr sucht der Schwächere der beiden sein Heil in der Flucht. Nur ein einziges Mal habe ich einen echten Kampf, bei dem die beiden Tiere unter Geschrei ineinander verkrallt zu Boden wirbelten, zwischen *Eugenes fulgens* ♂ und ♀ beobachtet.

Auch eine Gesetzmäßigkeit bei den Fluchten der angegriffenen Tiere konnte ich beobachten:

1. Wurden Kolibris auf offenen Flächen, z. B. einer Wiese, angegriffen, flüchteten sie zunächst einige Meter in die Höhe, um dann rasch eine dichte Deckung — Bäume, Sträucher, Waldränder — ansteuern.
2. Werden die Kolibris nur wenige Meter vor einer solchen Deckung angegriffen, so flüchten sie blitzschnell im Tiefflug in den nächsten Busch oder Baum.

Nicht selten kommt es vor, daß die Vögel sowohl bei der über längere Distanz führenden Hochflucht als auch bei der nur kurzen Tiefflucht einander verfolgen. Hat der Verfolgte endlich die Deckung erreicht, so setzt er sich schnell in der Verbergehaltung auf einen Ast. Die vorzugsweise grüne Rückenfärbung bewährt sich dabei sehr gut als Tarnfarbe. Die rotbraune Färbung des Rückens bei *Selasphorus rufus* sieht dabei wie ein welkes Blatt aus.

Zusammenfassende Betrachtung des agonistischen Verhaltens

Bei fast allen aggressiven Handlungen, die die Kolibris in Gefangenschaft zeigten, konnte ich das eigentlich Auslösende des Kampfes erkennen. Es handelte sich stets um Vertreibung eines Tieres aus dem Revier, vom Futterröhrchen oder von der Badestelle. Die quantitative Häufigkeit der Luftgefechte gegenüber den Sitzgefechten ist einmal bedingt durch die extreme Anpassung des Kolibris an den Luftraum und zum anderen durch die große Individualdistanz. Die am häufigsten beobachtete Verhaltensweise in Freiheit ist die Luftaggression. Ob es sich bei den Sitzgefechten nur um ein gefangenschaftsbedingtes Verhalten handelt, weiß ich nicht sicher. Weder andere Autoren noch ich selbst haben je Kolibris in Freiheit beobachtet, die solch kleine Distanzen einhielten.

Das Hauptausdrucksmittel der Kolibris ist der Schwanz. Als Regel kann gelten: Zusammengestellter Schwanz drückt Friedfertigkeit aus, gespreizter die aggressive Stimmung des Tieres. Viel Arten haben prächtig gefärbte Schwänze oder spezielle Abzeichen im Schwanz, die sicherlich als Auslöser dienen, doch daß sie wirklich eine Rolle im Kampf spielen, kann nur vermutet werden. Eine weitere Steigerung bringt die Flügelstellung. Werden die Flügel beim Sitzen extrem weit zur Seite gestellt, so ist die höchste Aggressionsstellung erreicht, dem Abflug zum Gegner steht nichts mehr im Wege.

Neben Schwanz und Flügeln sind abspreizbare Federpartien Ausdrucksmittel der Aggressivität. Ob die Federohren von *Colibri coruscans* z. B. auch bei der Balz eine Rolle spielen, ist unbekannt. Viele andere Arten besitzen vornehmlich an Kopf und Hals solche „flexiblen Abzeichen", die bei der Balz abgespreizt werden. Allerdings sind hier die Kämpfe noch nicht beschrieben worden. Nur bei gefangengehaltenen Männchen der Arten *Calypte anna* und *Selaphorus rufus* habe ich ein Abspreizen des Halsschildes bei aggressiver Haltung beobachtet.

Die Schwänze der Kolibris sind nicht nur oft prächtig gefärbt, sondern häufig auch sehr verschieden gestaltet. Neben seiner flugtechnischen Funktion bringt der Schwanz die Stimmung des Tieres zum Ausdruck. Das drohende Tier vergrößert sich nicht nur durch Spreizen des Schwanzes oder durch Abstellen „flexibler Abzeichen", sondern auch durch die Stellung der Flügel. Mit dieser Drohgeste, also dem seitlichen Abstellen der Flügel, ist die Grenze des Sitzdrohens erreicht. Das Hochstellen der Flügel symbolisiert die Bereitschaft zum Abfliegen, zum Beginn des Luftkampfes. Diese Bewegung hat sich aus der Abflugsintension entwickelt und wird von den Kolibris sowohl als aggressive wie als defensive Drohgeste gezeigt. Aggressiven Charakter hat dieses Verhalten beim Sitzgefecht von *Colibri coruscans,* während es bei der Balz von *Amazilia franciae* (Poley 1968) eine defensive Rolle hat.

Fliegende Kolibris ohne „flexible Abzeichen" sind beim Drohen nur auf Fluggeräusch, Stimme und Schwanz angewiesen. Die schrillen, schnarrenden und kreischenden Rufe lassen alle Arten bei Aggressionshandlungen hören. Auch der gespreizte Schwanz wird beim Fliegen gezeigt, obwohl dadurch die Schnelligkeit des Fluges deutlich gemindert wird. Bis auf die Luftaggression sind alle anderen Verhaltensweisen des Kampfes nur in Gefangenschaft beobachtet worden. Im Freileben reagieren angegriffene Tiere in der Regel mit Flucht, und die den Kolibris als typisch und arteigen nachgesagte Aggressivität führt nur in Gefangenschaft ohne ausreichende Fluchtmöglichkeit zu tödlichen Situationen.

II. Soziales Verhalten

Bislang waren soziale Verhaltensweisen bei Kolibris nur wenig bekannt und Beobachtungen ausschließlich darüber auf folgende Perioden des Individuallebens beschränkt:

1. Gruppenbalz der Männchen bei einigen Arten
2. Hochzeitsflüge mit anschließender Kopulation
3. Aufzucht der Jungen durch das Weibchen
4. „Brutkolonien" bei einigen Arten
5. Spielflüge der Jungvögel

Kolibris sind Vögel mit großer Individualdistanz, doch gibt es nicht wenige Gelegenheiten, bei denen diese Distanz weitgehend verringert wird. Dabei erfolgen agonistische Handlungen nur noch sehr selten oder gar nicht. Während der Abbau der großen Individualdistanz bei Balz, Kopulation und Aufzucht der Jungen biologisch sinnvoll und geradezu selbstverständlich ist, weisen Gruppenbalz, Spielflüge und „Koloniebrüten" darauf hin, daß gewisse soziale Relikte bei den Kolibris noch vorhanden sein müssen. Es dürfte sehr schwierig sein, die folgenden in Gefangenschaft beobachteten Verhaltensweisen auch in Freiheit zu sehen. Mir ist es z. B. selbst in einem gut überschaubaren Gebiet niemals gelungen, einen schlafenden Kolibri zu finden, obwohl der Schlafplatz, eine relativ dichte Rosenhecke, nur eine Länge von 15 m hatte.

Die Verringerung der Individualdistanz findet in Gefangenschaft unter den verschiedensten Bedingungen statt, die vielleicht zum Teil haltungsbedingt sind, bei denen die Individualdistanz auf ein Minimum, ja sogar bis zur Berührung zusammenschrumpft.

1. Kolibris werden in sehr kleinen Kisten versandt, in denen sie sehr dicht beieinander sitzen müssen. In den ersten Tagen der Quarantäne lebten sie zwar in Volieren, die, gemessen am Volumen der Transportkisten, geräumig waren, doch konnte ich immer wieder beobachten, daß sich die Tiere nur auf den oberen Ästen aufhielten. Dabei war die Individualdistanz immer geringer als die Schnabeldistanz, die sonst immer respektiert wird.

2. Hing nur ein einziges Röhrchen in der Voliere, so tranken alle Kolibris aus ihm, ohne sich durch andere, die daneben schwirrten oder saßen, stören zu lassen. In Extremsituationen, besonders nach längeren Hungerzeiten, saßen zwei Kolibris vor dem Röhrchen, während gleichzeitig einer von hinten oben und einer von unten zu trinken versuchten.

   Häufig ergaben sich diese Situationen sogar bei normalen Volierenverhältnissen, d. h. bei genügender Anzahl von Futterröhrchen. Es war stets so, daß mehr Trinkgelegenheiten vorhanden waren, als Vögel in der Voliere gehalten wurden. Ganz plötzlich bevorzugt ein Teil der Tiere ein bestimmtes Röhrchen, das innerhalb kurzer Zeit ausgetrunken wurde. Diese Bevorzugung von Futterstellen erfolgte meist spontan, sie konnte sich von einem Tag auf den anderen ändern. Da alle Röhrchen das gleiche Futter enthielten, untereinander ausgetauscht wurden und sich die bevorzugten Stellen nicht im mindesten glichen, kann hier eine spontane Bevorzugung angenommen werden. An diesen Futterröhrchen trafen sich bis zu vier Kolibris verschiedener Arten, ohne daß zwischen ihnen ein Streit ausbrach. Oft wurde ein vom Revierinhaber verteidigtes Röhrchen zum Mittelpunkt dieser Zusammenkünfte. Während der Inhaber damit beschäftigt war, einen Kolibri zu vertreiben, kamen andere und tranken nur aus diesem Röhrchen, obwohl ihnen überall in der Voliere Futter zur Verfügung stand.

3. In den Volieren waren kleine Wasserstellen vorhanden, die zum Teil zu gewissen Tagesstunden in Betrieb genommen wurden. Der Drang zum Wasser ist dann bei allen Tieren so groß, daß die Individualdistanz an der Tropfstelle ebenfalls vermindert wird. Häufig sitzen die Kolibris nur 1—2 cm auseinander und baden. Beim Flügelschütteln benötigt jedes Tier mehr Raum, und die Situation wird kritisch. Die Reihenfolge der Badenden wird dann meist durch Abflug eines Tieres unterbrochen. Nicht selten war die Badestelle in das Revier eines einzelnen Kolibris mit eingeschlossen. Es ergaben sich dabei ähnliche Situationen wie beim gemeinsamen Trinken aus einem verteidigten Röhrchen. Während der Revierinhaber einen Eindringling vertrieb, nutzten die anderen schnell die Gelegenheit zu einem kurzen Aufenthalt im Spritzwasser aus. Die aggressive Tätigkeit des Revierinhabers ließ aber beim Verteidigen der Wasserstelle schneller nach als beim Verteidigen eines Trinkröhrchens.

4. War in den Volieren nur einer der Heizstrahler eingeschaltet, so drängten sich die Vögel unter Mißachtung der Individualdistanz in den Bereich der Wärmestrahlen. Bei diesen Gelegenheiten kam es nur ganz selten zum gegenseitigen Androhen. Auch in den größeren Volieren, wo genügend Heizstrahler und darunter ebenfalls genügend Äste angebracht waren, konnte ich dieses Verhalten beobachten.

5. Am meisten wird die Individualdistanz oft während der Nacht verringert. Es bildeten sich in den Volieren regelrechte Schlafzentren, es waren dies sehr hoch

angebrachte, weitgehend waagerechte Äste und Stellen mit dichter Vegetation, ebenfalls hochgelegen. Hier saßen dann die Kolibris dicht nebeneinander, in vielen Fällen konnte ein Berühren der einzelnen Vögel beobachtet werden. Am Morgen lösten sich diese Schlafgesellschaften ohne Streit wieder auf. Besonders überrascht hat mich die Tatsache, daß sogar Frischfänge schon in der ersten Nacht unter Berührung miteinander schliefen.

Eine Schlafgemeinschaft (Abb. 7) zwischen je einer *Amazilia tzacatl* und *A. franciae* bestand viele Monate. Nacht für Nacht schliefen beide auf demselben Ast. Erst der Tod der *Amazilia tzacatl* beendete diese Gemeinschaft. Ein Männchen und ein Weibchen von *Colibri coruscans* schliefen ebenfalls mit Berührung im Schatten eines Blattes, auch diese Gemeinschaft bestand viele Monate. Am Tage konnte keine Annäherung zwischen diesen Individuen beobachtet werden. Die Schlafgemeinschaften finden sich abends bei einer bestimmten Helligkeit zusammen, wie ich bei vielen Beobachtungen feststellen konnte. Kolibris sind auch in der Dämmerung noch lange aktiv — sowohl im Freileben als auch in Gefangenschaft — und müssen eine ihnen zum Schlafen zusagende Stelle schon länger kennen, denn zum Suchen einer solchen Schlafstelle ist es dann meist schon zu dunkel. Kolibris, denen keine natürliche Dämmerung geboten werden kann, wo also das Licht ganz plötzlich ausgeht, gehen sehr bald etwas eher schlafen. Schon nach wenigen Wochen Gewöhnung an eine bestimmte Beleuchtungsdauer mit einer genau festgelegten Zeit des Erlöschens des Lichts haben sich auch Frischfänge an diesen Rhythmus gewöhnt und suchen noch bei voller Beleuchtung ihre Schlafplätze auf.

Bei diesem Reihen- oder Gesellschaftsschlafen wird eine Gleichsinnigkeit der Richtung bevorzugt. In zwei Drittel aller Schlafgesellschaften sitzen die Kolibris so, daß ihre Schnäbel in eine Richtung weisen.

6. Eine Steigerung dieses abendlichen Kontaktsuchens beobachtete ich bei drei Arten auch am Tage. Ein Männchen und zwei Weibchen von *Metallura thyrianthina* suchten auch tagsüber Berührung mit den Artgenossen. Die Initiative ging während der ganzen Beobachtungsphase nur von den beiden Weibchen aus. Sie rückten beide an das Männchen, nahmen aber bei seinem Verschwinden auch Kontakt miteinander auf.

   Beim aktiven Aufsuchen des Kontaktes zwischen zwei Weibchen konnte ich nur zweimal einen Streit registrieren. In der Mehrzahl der Fälle trippelte eines der beiden Weibchen auf das andere zu und schmiegte sich an. Fand dieses Zusammentreffen zufällig unter einem Heizstrahler statt, so sonnten sie sich gemeinsam, ohne sich zu stören. Auch bei Putzbewegungen eines Partners wurde die Situation nie kritisch. Ich habe beobachtet, daß ein Weibchen seinen Schnabel nach dem Trinken sowohl vor den Füßchen des Männchens als in einem Falle direkt an den Füßchen abwischte. Auch dabei zeigte das Männchen keine aggressive Reaktion. Putzten sich beide gemeinsam, so kam es mitunter vor, daß sie mit den Schnäbeln ins Gefieder des Nachbarn kamen und dort ein wenig weiterputzten. Es fehlte auch hier, wie in allen anderen Fällen, eine aggressive Handlung. Eine regelrechte soziale Gefiederpflege konnte nicht beobachtet werden.

   Zum größten Teil wurden Berührungen des Männchens mit dem Weibchen registriert, wobei in jedem Falle die Aktivität von einem Weibchen ausging. Nur wenn das Männchen nicht gefunden werden konnte, trippelten auch die beiden Weibchen aufeinander zu und kuschelten sich zusammen. Beim Auftauchen des Männchens trennten sie sich sofort, und das aktivere Weibchen näherte sich schwirrend dem Männchen, dabei hatte es seinen Schwanz zusammengestellt. Schließlich ließ es sich wenige Zentimeter neben dem Männchen nieder und trippelte die Reststrecke auf ihn zu. Beim Berühren erfolgte ein gegenseitiges, kaum merkliches Hin- und Herschieben, bis endlich Ruhe eintrat. Beim Nähern des Weibchens an das Männchen kam es einige Male zu Handlungen, die an eine Balz erinnern. Oft kam dann auch das andere Weibchen herbei und schmiegte sich ebenfalls an einen der beiden bereits aneinandergeschmiegten Vögel an. Bei diesen Dreiergemeinschaften hatte das Männchen ebensooft den Platz zwischen den beiden Weibchen wie die Randposition inne.

Wenige Male konnte auch ein interspezifischer Kontakt gesehen werden; dabei ging die Aktivität von einem *Metallura*-Weibchen aus, das sich an einen Vogel unbestimmten Geschlechtes von *Eriocnemis luciani* anschmiegte. *Eriocnemis* zeigte dabei keine Abwehrreaktionen, doch trennten sich die beiden relativ rasch wieder.

Dieses aktive Aufsuchen des körperlichen Kontaktes konnte ich deutlich noch bei zwei weiteren Arten — *Eriocnemis luciani* und *Heliangelus viola* —, wenngleich auch seltener, beobachten. Bei der geschlechtsdimorphen Art *Heliangelus viola* ging die Aktivität von den Weibchen aus, bei *Eriocnemis luciani* sind die Geschlechter äußerlich nicht zu unterscheiden. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß auch bei der Balz die Weibchen aktiver als die Männchen sind.

7. Balz bei *Amazillia franciae:*

Eine weitere, von Kolibris nicht erwartete Verhaltensweise ist das Balzfüttern von *Amazilia franciae* (Poley, 1968). Im Gegensatz zur dynamischen Balz (Skutch 1940, Wagner 1954) ist die Balz von *Amazilia franciae* eine statische. Doch geht auch hier die Aktivität genau wie bei der dynamischen Balz vom Weibchen aus. Dieses verfolgt das Männchen mit seinen Anträgen und füttert es nach gewissen Beschwichtigungsverhalten mit hochgewürgtem Nahrungssaft, worauf dann die Kopulation erfolgt, vor der das Männchen die Kloake des Weibchens ableckt.

8. Eine ebenfalls soziale Verhaltensweise sind die alternierenden Spielflüge von *A. franciae* (Abb. 8). Die Ausgangssituation ist meist folgende: Ein Kolibri schwirrt auf der Stelle, vielleicht auf der Suche nach Fliegen. Plötzlich stürzt von oben ein Artgenosse auf ihn herab und überfliegt ihn ganz dicht. Nach ca. 1 m verharrt er schwirrend in der Luft und dreht sich nach dem anderen um. Der soeben Überflogene hat nach kurzem Absinken seine Position nach oben verbessert und wiederholt nun das Überfliegen in der gleichen Art und Weise.

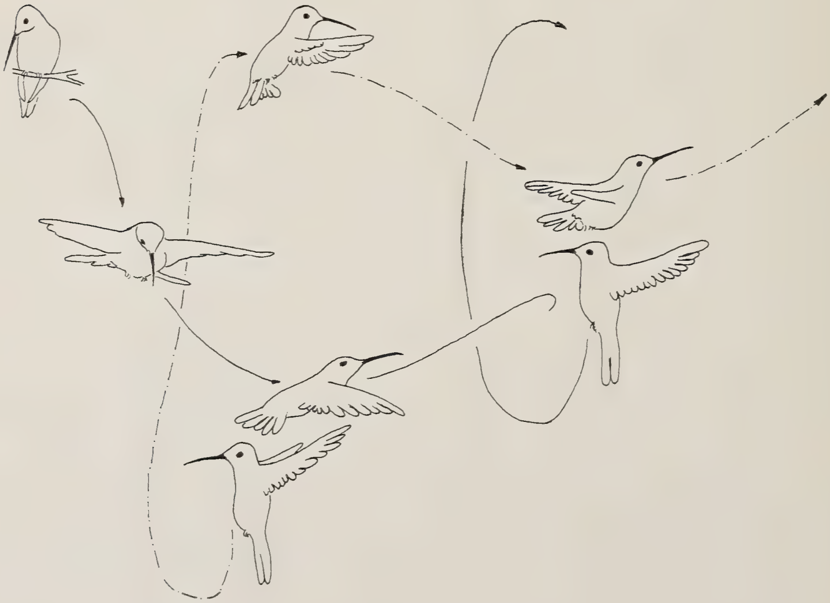


Abb. 8. Alternierender Spielflug bei *Amazilia franciae*

In der relativ engen Voliere kann dieses Spiel bis zu zehn Mal wiederholt werden. Zu einem ernsthaften Kampf kommt es bei diesem streng interspezifischen Verhalten nie.

Diskussion

„Kolibris sind in der Regel ungesellige, äußerst unduldsame und streitlustige Vögel" (Grzimek 1969). Dieser Satz aus Grzimeks Tierleben (1969) ist nicht allgemeingültig. Zunächst einmal müssen Gefangenschaftsbeobachtungen zur Unterstützung der These von der großen Aggressivität der Kolibris wohl gänzlich ausgeschlossen werden, da die biologischen Voraussetzungen für ihre Haltung weder im Zoologischen Garten noch beim Liebhaber gegeben sind. Wie ich an anderer Stelle noch ausführlich begründen werde, kann ein kleiner Vogel dem Besucher eines Zoos deutlich nur in einem kleinen Behältnis zur Schau gestellt werden. Kolibris hingegen verlangen große Volieren, damit sie sich nicht nur richtig ausfliegen, sondern auch genügend große Reviere abgrenzen können. In den zu kleinen Volieren wächst natürlich die Gefahr, daß abgeschlagene Vögel nirgends an die Futterfläschchen kommen und verhungern. Also sind in Gefangenschaft Aggression und deren Folgen die hervorstechendsten Eigenschaften der Kolibris. Wären größere Volieren für die Kolibris vorhanden, so könnten auch Balz und Spiel beobachtet werden, die sonst von aggressiven Verhaltensweisen unterdrückt werden.

Für das Freileben kann als allgemeingültig gesagt werden, daß mit Verschlechterung des Nahrungsangebotes die Streitlust steigt (Wagner 1959). Der biologische Sinn dieses Verhaltens, das auch ich beobachtet habe, liegt darin, daß eine gewisse Anzahl von Blütenpflanzen eben nur Nahrung für ein Tier bietet. Je weniger Blumen blühen, desto größer werden die Reviere, es kommt zur Überlappung, zu Streitereien. Eindringlinge in solche Nahrungsreviere müssen deshalb vertrieben werden, wenn die Nahrung knapp ist. Im übrigen scheinen auch gewisse meteorologische Umstände aggressionsstimulierend zu wirken. Vor Gewittern streiten sich Kolibris besonders lange und heftig.

Trotzdem erachte ich den Ausdruck „Streitlust" als zutreffend, denn häufig verfolgen Kolibris andere Kleinvögel, offensichtlich aus reiner Lust an aufregenden Flugmanövern. So habe ich Verfolgungsflüge zwischen Kolibris und Schwalben ungleich häufiger beobachtet als mit weniger fluggewandten anderen Kleinvögeln.

Streitereien untereinander gehen Kolibris sogar aus dem Wege, indem sie das Fluggeräusch oder einen Alarmruf respektieren. Sollte ein Zusammenprall stattfinden, sind Flucht, Verbergereaktion und Demutshaltung Auswege aus solchen Situationen.

Als aggressionsauslösend wirken waagerecht abgestellte Flügel und gespreizte Schwänze, letzte tragen oft auffällige Abzeichen oder haben oft spezifische Formen. Im Gegensatz zu Rising (1965) konnte ich niemals feststellen, daß diese Abzeichen am gespreizten Schwanz des Blaukehlkolibris *(Lampornis clemenciae)* aggressionshemmend wirken. Risings Skizzen lassen vielmehr die „Rolle nach rückwärts" als Defensivgebärde vermuten. Allerdings sind Deutungen von Freilandbeobachtungen dieser ungemein flinken Tiere nach Kenntnis des Gefangenschaftsverhaltens ungleich leichter.

Die Verteidigung von Revieren betrifft nahezu ausschließlich Nahrungsreviere. Wagner (1952, 1959) hebt geradezu als typisch hervor, daß bei den Kolibris im mexikanischen Hochland die Weibchen mit der Verteidigung der Nestreviere aufhören, wenn sie mit der Bebrütung der Eier beginnen. Der Sinn einer Aggression am Nistort ist meist nach Vollendung des Nestes erreicht, die rivalisierenden Weibchen sind von diesem günstigen Standort vertrieben worden und haben mittlerweile an anderer Stelle genistet. Cody (1968) berichtet, daß die Nestreviere von *Calypte costa,* die im zeitigen Frühling in Kalifornien brütet, nicht mit den Nahrungsrevieren der nordamerikanischen Wintergäste *(Selasphorus rufus, S. sasin, Stellula calliope)* zusammenfallen. Von zwei *Calypte-costa*-Weibchen, die ihr Revier inmitten der Überwinterer hatten, fand Cody keine Nester. Es liegt also der Verdacht nahe, daß sie keine hatten und es sich lediglich um Nahrungsreviere handelte ("but their nests, if they had any, were not found").

Dieser Befund steht im Einklang mit den Beobachtungen Pitelkas (1942), von dem wir die genauesten Darstellungen des Territorialverhaltens bisher erhalten haben (Pitelka 1951, Legg und Pitelka 1956), und denen ich mich auf Grund eigener Beobachtungen voll anschließe. Die territoriale Aktivität, das Aggressionsverhalten also, erlosch weitgehend, als auch die Blumen verblühten und eine Attraktion des betreffenden Gebietes für andere Kolibris wegfiel. Pitelka glaubt: "One of the chief stimuli for an attack flight is the buzzing-humming sound of the wings." Das Fluggeräusch signalisiert demnach nicht nur dem gewissermaßen ahnungslosen, an einer Blüte trinkenden Kolibri das Nahen eines potentiellen Vertreibers oder Angreifers, sondern auch einem Revierinhaber das Eindringen eines Fremdlings.

Die beobachtete Streitlust und die Territorialität in einem Nahrungsrevier sind für alle Kolibriarten typisch (Bent 1940, Henshaw 1886, Ridgway 1892, Moore 1939, Berlioz 1932, 1934, Woods 1927). Auf Grund eigener Beobachtungen muß die Aussage von Skutch (1940) eingeschränkt werden, daß wegen der großen Aggressivität an einem kommunalen und sozialen Beziehungsschema gezweifelt werden muß. Es wird im Felde wohl einzig und allein vom Zufall abhängen, einmal die Gefangenschaftsbeobachtungen sozialer Natur zu bestätigen, doch kann meiner Meinung nach nicht an einem tatsächlichen Vorhandensein dieser Verhaltensweisen gezweifelt werden, was nicht allein durch das Verhalten von Frischfängen unterstützt wird.

Zusammenfassung

1. Das aggressive Verhalten von Kolibris in Gefangenschaft wird beschrieben und
2. mit dem Verhalten freilebender Tiere in Mexico verglichen.
3. Beobachtungen zum eindeutig sozialen Charakter der Kolibris werden mitgeteilt.
4. Die Ergebnisse werden diskutiert.

Summary

1. The aggressive behaviour of hummingbirds in captivity is described and
2. compared with the behaviour of wild birds in Mexico.
3. Some observations from undoubted social behaviour of hummingbirds are described.
4. The results are discussed.

Literatur

Bent, A. C. (1940): Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. U. S. Nat. Mus. Bull. 176.

Berlioz, J. (1932): Contribution a l'étude des Trochildés du Mexique. Oiseau 4: 120—132.

— (1934): Contribution a l'étude biogéographique des Trochilidés du Brésil oriental. Oiseau 4: 414—424.

Cody, M. L. (1968): Interspecific territoriality among hummingbirds species. Condor 70: 270—277.

Henshaw, H. W. (1886): List of birds observed in summer and fall on the upper Pecos River, New Mexico. Auk 3: 73—80.

Immelmann, K. (1961): Beiträge zur Biologie und Ethologie australischer Honigfresser. J. Orn. 109: 37—42.

Legg, K., und F. A. Pitelka (1956): Ecologic overlap of Allen and Anna Hummingbirds Nesting at Santa Cruz, California. Condor 58: 393—405.

Moore, R. T. (1939 a): The Arizona broad-billes hummingbird. Auk 56: 313—319.

— (1939 b): Habits of white-eared hummingbird. Auk 56: 442—446.

Pitelka, F. A. (1942): Territoriality and related problems in North American hummingbirds. Condor 44: 189—204.

— (1951): Ecologic overlap and interspecific strike in breeding populations of Anna and Allen Hummingbird. Ecology 32: 641—661.

Poley, D. (1968): Beitrag zum Balzverhalten der Kolibris. J. Orn. 109: 37—42.

Ridgway, R. (1892): The hummingbirds. Rep. U. S. Nat. Mus. 1890: 253—383.

Rising, J. D. (1965): Notes on behavioral responses of the Bluethroated hummingbird. Condor 67: 352—354.

Skutch, A. (1940): *Hylocharis leucotis* in: Bent, Life histories of North American Cuckoos, Goatsuckers, Hummingbirds and their allies, p. 452—464.

Wagner, H. O. (1952): Beitrag zur Biologie des Blaukehlkolibris *Lampornis clemenciae* (Less.). Veröff. Mus. Bremen, Reihe A 2, p. 5—44.

— (1954): Versuch einer Analyse der Kolibribalz. Z. Tierpsych. 11: 182—212.

— (1959): Beitrag zum Verhalten des Weißohrkolibris (*Hylocharis leucotis* Vieill.). Zool. Jb. (Syst.) 86: 253—302.

Woods, R. S. (1927): The hummingbirds of California. Auk 44: 297—318.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dieter Poley, Tiergarten Heidelberg, 69 Heidelberg 1, Tiergartenstraße.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen,
Direktor: Professor Dr. K. G. Grell)

Beschreibung zweier neuer europäischer Inocelliiden (Insecta, Raphidioptera), zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Kamelhalsfliegen

Von

KARL-ERNST LAUTERBACH

Inhalt

A. Einleitung 219
B. Beschreibung der Arten 220
C. Zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Raphidioptera 229
  1. Kopf und Prothorax 229
  2. Männlicher Genitalapparat 236
  3. Wert der Media anterior als taxionomisches Merkmal 247
D. Zusammenfassung 249
E. Summary 250
F. Erklärung der Abkürzungen 251
G. Literatur 251

A. Einleitung

Die beiden hier beschriebenen Arten sind auf Grund der Ausbildung der Media anterior im Hinterflügel und des Baus des männlichen Genitalapparates in die Gattung *Fibla* Navás 1919 zu stellen. Diese Gattung der Inocelliidae enthält bisher nur einen in seiner Artberechtigung gesicherten Vertreter, *Fibla maclachlani* (Albarda 1891). Sein bisher bekanntes Verbreitungsgebiet umfaßt Sardinien, Korsika, Sizilien und Kalabrien (Aspöck 1966).

Navás (1915, 1928) hat zwei weitere Arten von der Iberischen Halbinsel beschrieben, die nicht mehr identifizierbar sind, *Fibla hesperica* aus Portugal und *Fibla (Burcha) hispanica* aus Spanien. Es erscheint daher angebracht, von der Iberischen Halbinsel stammendes Material der Gattung neu zu beschreiben (s. Aspöck 1966). Von Kreta ist bisher nur das Weibchen einer unbeschriebenen Art bekannt (Aspöck 1966). Das hier beschriebene Männchen von derselben Insel könnte zu dieser Art gehören.

Eine eindeutige Beschreibung der Raphidiopteren ist nur an Hand einer genauen Darstellung des männlichen Genitalapparates möglich. Zur Untersuchung desselben wurden die letzten Abdominalsegmente abgetrennt, in 10 % KOH mazeriert und anschließend in Glyzerin übergeführt.

Während der Untersuchung des Genitalapparates der hier beschriebenen Arten fielen die erheblichen Unterschiede auf, die im Bau dieses Organkomplexes zwischen den Inocelliidae und Raphidiidae bestehen. Da eine vergleichende Untersuchung des männlichen Genitalapparates der Raphidioptera bisher völlig fehlte, wurde alles verfügbare Material aus dieser Ordnung für eine solche herangezogen. Es ergaben sich Homologien, die von den bisher in der taxionomischen Literatur vertretenen Anschauungen erheblich abweichen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden ausführlich dargestellt. Um den Vergleich mit früheren Artbeschreibungen nicht zu erschweren, wurden in diesen und den Abbildungen die bisher gebräuchlichen Bezeichnungen noch einmal verwendet. Ferner ergab sich, daß die bisher für die Abgrenzung der Gattungen der Raphidioptera herangezogenen Merkmale einer phylogenetisch begründeten Betrachtungsweise nicht standhalten. Der Wert dieser Merkmale wird diskutiert. Die Untersuchung der Morphologie von Kopf und Prothorax der Inocelliidae zeigte, daß die Angaben der Literatur über diese beiden Körperregionen fast ausschließlich auf den bei den Raphidiiden vorliegenden Verhältnissen basieren. Dies ist zweifellos eine Folge der außerordentlichen Seltenheit der Vertreter der Inocelliidae. Die vom phylogenetischen Standpunkt aus bemerkenswerten Unterschiede im Bau von Kopf und Prothorax zwischen beiden Familien der Raphidioptera werden geschildert und diskutiert.

Für die Überlassung des wertvollen Materials für diese Untersuchung bin ich Fräulein cand. rer. nat. Elke Weimer und den Herren Dr. G. Mickoleit und cand. rer. nat. W. Rupprecht, Tübingen, sowie den Herren Dr. B. Mannheims (†) und Dr. Clas Naumann, Museum Alexander Koenig, Bonn, zu Dank verpflichtet. Fräulein Weimer und Dr. Mannheims danke ich außerdem für die Erlaubnis zur Beschreibung der beiden neuen Arten. Herrn Professor Dr. K. G. Grell bin ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut verpflichtet.

B. Beschreibung der Arten

Fibla pyrenaea nov. spec.

Beschreibung des Holotypus:

1 Männchen, Spanische Pyrenäen, Provinz Huesca, Umgebung Jaca, Peña del Oroel, ca. 1000 m, 19.—23. VI. 1967. Elke Weimer leg. (Coll. Lauterbach). Das vorliegende Exemplar ist in Alkohol konserviert.

Kopf (Abb. 1 A, B): Kopfkapsel schwarz mit hellem Fleckenmuster. Wangenregion fast parallel, nur leicht gerundet, in der Mitte am breitesten, zum schmalen Hinterhaupt (Halsstück) jäh gerundet stumpfwinklig verengt. Die Medianfurche (Coronalnaht) deutlich. Mandibeln und Labrum braun. Letzteres am Vorderrand deutlich ausgerandet, die Außenecken abgerundet kurz behaart, rostral breiter als an der Basis. Clypeus basal braun, rostral gelb, membranös. Augen hell grauviolett gefärbt. Antennen: links abgebrochen, rechts mit 49gliedriger Geißel, die Glieder 35 bis 38 auffällig tordiert (Abb. 6 b), braun gefärbt, zur Spitze hin etwas heller werdend. Endglied etwas länger als die vorhergehenden, spindelförmig, die anderen Glieder zylinderförmig, dicht aneinanderschließend. Behaarung dicht, hell, kurz, fast pelzig, die Härchen etwas terminad gerichtet, gleichlang. Jedes Geißelglied mit terminalem Kranz von wenigen, längeren Borsten (Abb. 6 b). Scapus kurz und gerade, ebenso der Pedicellus (Abb. 1 A). Torulus medial sklerotisiert, dunkel.

Thorax: Pronotum (Abb. 1 A, 2) dunkelbraun mit heller Zeichnung, die membranösen Ränder hell, die mediane Längsfurche deutlich. Meso- und Metanotum dunkelbraun, cranial mit heller Zeichnung, Membranen hellgelb. Beine gelbbraun, Coxae dunkelbraun.

Flügel: Alle Flügel mit drei Cubitalzellen. Vorderflügel 10 mm lang, rechts und links mit acht Queradern im Costalfeld; Pterostigma dunkelbraun, mit kurzer, schwärzlicher Beborstung, basad etwas die erste Discoidalzelle überschreitend; Costa, Subcosta, Radius basal gelblich, die dem Radius basal anliegende Media an dieser Stelle dunkler braun, Cubitus basal milchweiß. Hinterflügel 9 mm lang, Costalfeld rechts und links mit sieben Queradern; Pterostigma wie im Vorderflügel, basad nicht die basale Begrenzung der ersten Discoidalzelle erreichend; alle Längsadern basal gelblich.

Abdomen: Tergite und Sternite dunkelbraun, weitläufig punktiert, in den Punkten anliegend, spärlich und bräunlich behaart, die letzten Segmente und die Gonocoxite viel dichter, abstehender behaart. Die Membranen fast farblos, durch den hindurchschimmernden Fettkörper gelblichweiß erscheinend. Stigma des achten Segments caudal der Mitte am Ventralrande des Tergum, Tergum und Sternum dieses Segments weitgehend miteinander verschmolzen. Tergum und Sternum des neunten Segments zu einem Ring verschmolzen, der die Verschmelzungszone noch als schräge Linie erkennen läßt (Abb. 5 b). Der schmale sternale Teil des Skleritringes ist wie bei *F. maclachlani* median gerundet unter das Sternum VIII vorgezogen (Abb. 5 a, b). Der Ectoproct weicht von dem von *F. maclachlani* ab, da der die Trichobothrien tragende, caudoventrale Teil caudad vorgezogen und nicht ventrocraniad abgeschrägt ist; rechte und linke Seite sind etwas verschieden ausgebildet (Abb. 4 b, c).

Genitalapparat: Da der Genitalapparat des Männchens von *Fibla maclachlani* von Aspöck (1966) ausführlich beschrieben und abgebildet worden ist, wird hier eine vergleichende Darstellung möglich.

Die Gonocoxite (Abb. 5 b) gleichen denen von *F. maclachlani*. Bemerkenswert ist hier ein Organ, das m. W. bisher von keiner Inocelliide beschrieben worden ist, obwohl es bei den meisten paläarktischen Arten vorhanden zu sein scheint. Die Gonocoxite besitzen nämlich terminal einen umfangreichen, membranösen und ausstülpbaren Sack (Abb. 4 a), der an seiner Medialseite ein Feld kräftiger, kurzer Borsten trägt. Am fixierten Tier war er eingestülpt und trat erst während der Mazeration heraus. Die von *F. maclachlani* beschriebenen und als modifizierte Styli gedeuteten, schraubig gedrehten

Bänder (Aspöck 1966) stehen in Zusammenhang mit diesen Säcken und liegen in der Medialwand der Gonocoxite. Ich halte diese Säcke für modifizierte Styli, die während der Kopulation durch Haemolymphdruck heraustreten. Sie dürften eine Funktion als Haft- und vielleicht auch als Sinnesorgane besitzen. Bei dem Aspöck vorliegenden Exemplar von *F. maclachlani* waren sie offenbar eingestülpt und wurden daher übersehen.

Die inneren Strukturen des Genitalapparates zeigen bedeutendere Unterschiede gegenüber *F. maclachlani*. Sie liegen einmal in der Form der in Betracht kommenden Teile, zum anderen Male in der relativen Größe. Unterschiede in der Lage dürften in der veränderlichen Lage des unten besprochenen Endophallussacks liegen und bedeutungslos sein.

Das sogenannte Hypandrium internum (Abb. 3 h, i) ähnelt dem der verglichenen Art, jedoch sind die Seitenflügel weiter abgespreizt und gerader, der Caudalrand ist schmäler. Der bedeutendste Unterschied liegt in der Ausbildung der als verschmolzene Parameren (Aspöck 1966) gedeuteten Struktur. Sie ist bei *F. maclachlani* am cranialen Rand tief eingebuchtet, der Caudalrand fast gerade abgestutzt. Bei der hier vorliegenden Art ist der craniale Rand dagegen halbkreisförmig vorgewölbt, die caudale Hälfte fast dreieckig geformt, mit abgerundeter Spitze, da die Seiten fast gerade sind

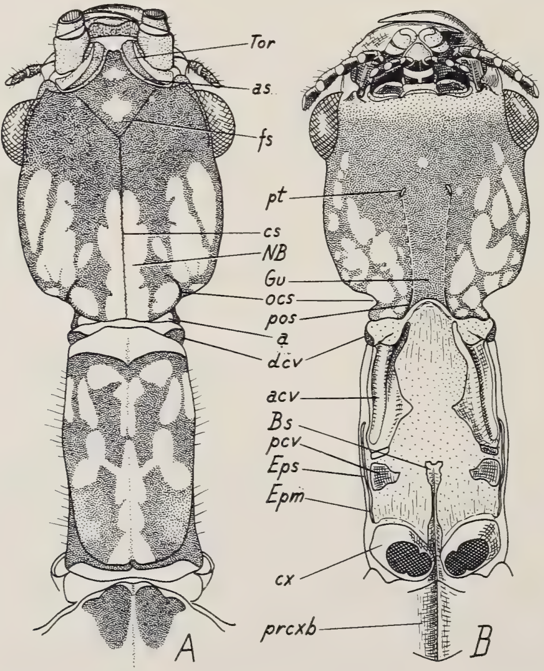


Abb. 1. *Fibla pyrenaea* nov. spec., Kopf und Prothorax: A) dorsal, B) ventral.

(Abb. 3, f, g). Das Organ wirkt viel kompakter als bei *F. maclachlani.* Im Profil erscheint es viel höher als bei der verglichenen Art und stellt einen stark sklerotisierten Napf dar, dessen gewölbter Boden dorsad gerichtet ist.

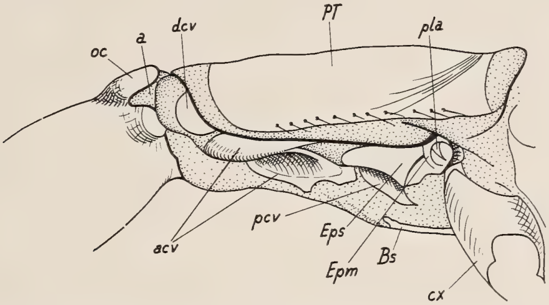


Abb. 2. *Fibla pyrenaea* nov. spec.: Prothorax, lateral.

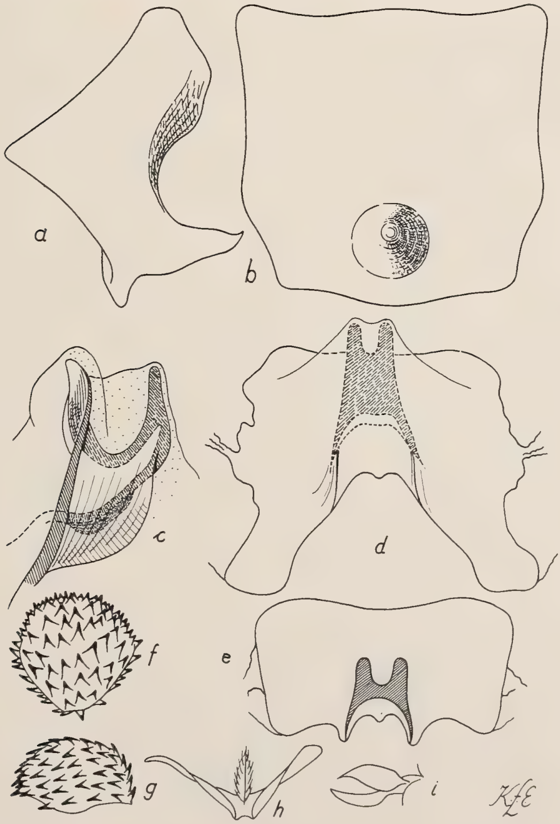


Abb. 3. *Fibla pyrenaea* nov. spec., Genitalapparat: sog. Sternum XI: a) lateral, b) caudal; Arcessus: c) lateral, d) dorsal, e) caudal; sog. Parameren: f) dorsal, g) lateral; Hypandrium internum: h) dorsal, i) lateral.

Seine Außenseite ist bei beiden Arten dicht mit kurzen, kräftigen und craniad weisenden Dörnchen besetzt. Das als Arcessus bezeichnete Organ (Abb. 3, c, d, e) ist im Profil betrachtet dem der verglichenen Art sehr ähnlich, doch ist in den Abbildungen bei Aspöck (1966) offenbar der breite, laterobasale Teil des Mittelstücks nicht mit dargestellt. Der Hauptteil des Arcessus ist bei der vorliegenden Art etwas abweichend gestaltet. Er ist viel breiter als bei *F. maclachlani* (vgl. die Abbildungen bei Aspöck). Das sogenannte Sternum XI trägt wie bei *F. maclachlani* ein caudad gerichtetes Horn, das aber terminal schwach gegabelt ist. Rechte und linke Seite erscheinen im Profil etwas verschieden ausgebildet (Abb. 3 a, 4 e). In der Ansicht von caudal (Abb. 3 b) gleicht es weitgehend dem Sternum XI von *F. maclachlani.*

Ökologie: Das vorliegende Exemplar wurde auf einem trockenen Nordhang innerhalb eines lichten Kiefernbestandes im Fluge erbeutet. Da

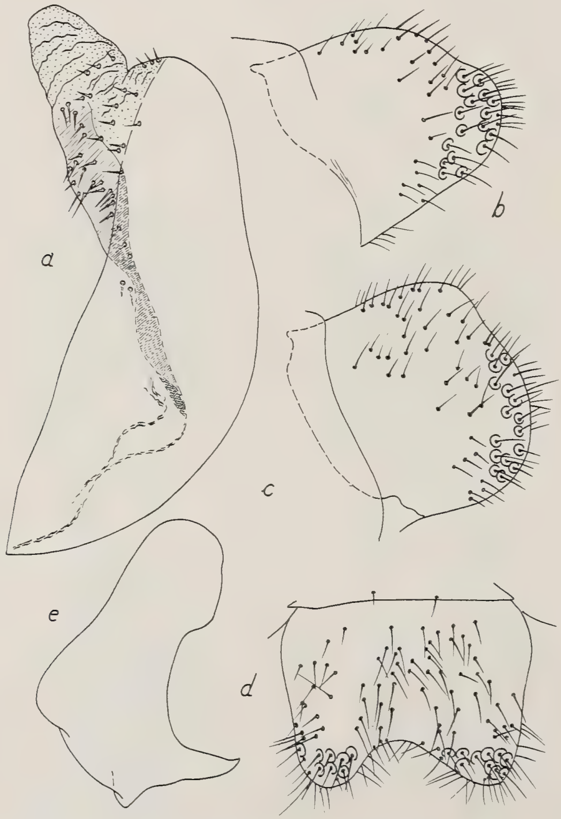


Abb. 4. *Fibla pyrenaea* nov. spec.: a) rechter Coxopodit, ventral, Stylussack ausgestülpt; Ectoproct: b, c) lateral, d) dorsal; e) sog. Sternum XI, lateral.

sich keine Laubholzbestände in der Nähe des Fundortes befanden, ist anzunehmen, daß diese Art an Nadelholz (*Pinus* sp.) gebunden ist.

Fibla elkeweimerae **nov. spec.**

Beschreibung des Holotypus:

1 Männchen, Westkreta, Lefka Ori im Askifu-Gebirge, 1200—2000 m, 11. bis 13. V. 1956. Dr. B. Mannheims leg. (Coll. Museum Alexander Koenig, Bonn; Eingang Nr. 7, 1956). Das vorliegende Exemplar war genadelt und wurde in Alkohol überführt.

Die Art ist Fräulein Elke Weimer gewidmet, der ich die vorhergehende Art sowie zahlreiches weiteres Neuropteren-Material verdanke.

Kopf (Abb. 6 a): Die Wangenregion deutlich kürzer als bei der vorhergehenden Art, caudal breiter als am Augenhinterrand, zum Hinterhaupt (Halsstück) hin viel breiter und deutlicher gerundet. Die Kopfform entspricht der der europäischen *Inocellia*-Arten. Das Zeichnungsmuster des Kopfes entspricht grundsätzlich dem der vorhergehenden Art. Augen dunkelbraun gefärbt, was vielleicht ein Artefakt infolge der Trockenpräparation darstellt. Die Antennen (Abb. 6 c) sind ungewöhnlich lang, länger als die Vorderflügel. Geißel der rechten Antenne ohne das fehlende Endglied mit 102 Gliedern, Geißel der linken Antenne nur bis Glied 46 erhalten. Diese Art besitzt somit die m. W. höchste von den Raphidiopteren bekannt gewordene Gliederzahl der Antennen. Scapus und Pedicellus wie bei der vorhergehenden Art. Die ganze Antenne dunkelbraun gefärbt, Torulus vollständig membranös und gelb. Die Geißel der Antennen ist etwa perlschnurförmig gebaut, die Glieder terminal und besonders basal verengt, der konisch verengte basale Teil glatt, glänzend, unbehaart, das zylindrische Mittelstück dicht, gleichmäßig und fein ringsum behaart, die Haare viel länger als bei der vorhergehenden Art; ein distaler Kranz längerer Borsten fehlt, die Haare stehen etwa senkrecht zur Längsachse der Geißelglieder. Die Geißel wird zur Spitze hin gleichmäßig dünner, eine abweichende Ausbildung terminaler Glieder wie bei der vorhergehenden Art oder den Männchen der *Inocellia*-Arten fehlt. Der terminale Teil der Geißel besteht aus ungewöhnlich kleinen Gliedern, die entsprechend spärlicher behaart sind. Labrum und Clypeus wie bei der vorhergehenden Art.

Prothorax: Wie bei der vorhergehenden Art gebaut. Das Zeichnungsmuster des Pronotum weicht ab, was teilweise vielleicht ein Artefakt infolge der Trockenpräparation darstellt. Der breite, membranöse Saum des Pronotum hell, der sklerotisierte Teil lateral breit dunkelbraun, median breit heller bernsteinfarben mit Spuren eines Zeichnungsmusters wie bei der vorhergehenden Art. Thorax und Abdomen sonst wie bei der vorhergehenden Art gefärbt und behaart.

Flügel: Alle Flügel mit vier Cubitalzellen, im rechten Vorderflügel ist eine zusätzliche kleine Zelle als Anomalie eingeschoben. Vorderflügel 11 mm lang, Costalfeld rechts und links mit neun Queradern; Pterostigma heller braun mit kurzer, dunkelbrauner Beborstung, basad die basale Begrenzung der ersten Discoidalzelle etwas überschreitend. Die Längsadern basal ähnlich aufgehellt wie bei der vorhergehenden Art. Hinterflügel 10 mm lang, Costalfeld rechts mit neun, links mit acht Queradern; Pterostigma wie im Vorderflügel gefärbt, basad die basale Begrenzung der ersten Discoidalzelle etwas überschreitend. Abdomen (Abb. 5 c, d): Tergum des neunten Segments dorsal doppelt eingedrückt, sein Cranialrand mit zwei gerundeten Lappen unter das Tergum VIII vorgezogen, sein schmaler sternaler Teil nicht median unter das Sternum VIII vorgezogen. Der Ectoproct caudal

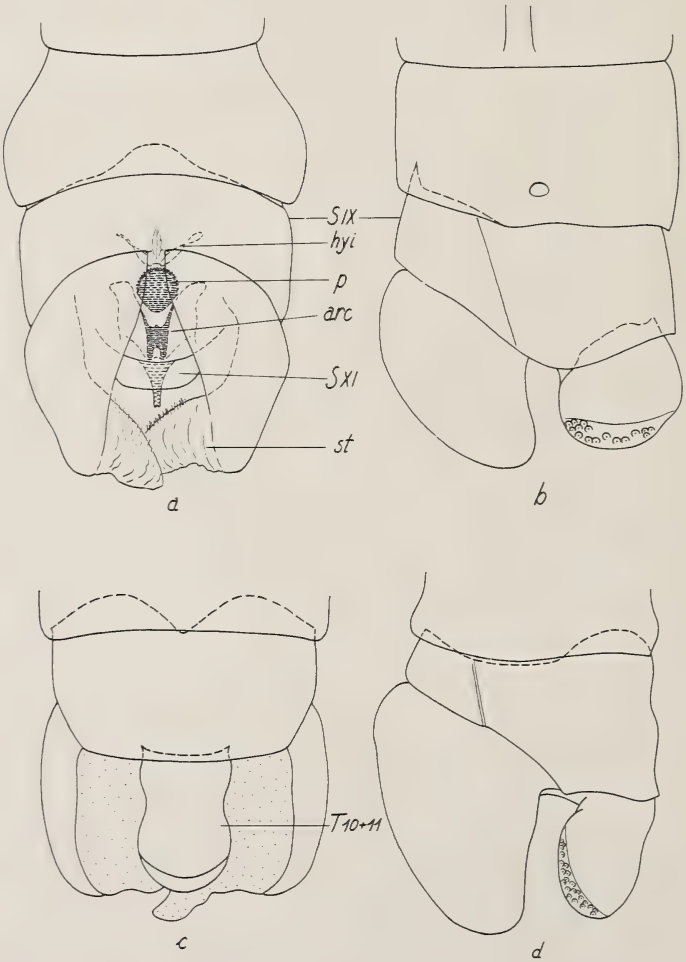


Abb. 5. Abdominalenden: *Fibla pyrenaea* nov. spec.: a) ventral, b) lateral. *Fibla elkeweimerae* nov. spec.: c) dorsal, d) lateral.

abgerundet, nicht ausgebuchtet wie bei der vorhergehenden Art, dorsal und lateral in der Mitte eingedrückt.

Genitalapparat: Die Teile des Genitalapparats zeigen stärkere Abweichungen gegenüber der vorhergehenden Art. Die Gonocoxite sind etwas gestreckter und besitzen gleichartige, ausstülpbare, membranöse Säcke. Der mediale Borstenbesatz der letzteren ist stärker, die Borsten sind länger. Das Skleritband in der Medialwand der Gonocoxite ist deutlicher ausgebildet. Das sogenannte Hypandrium internum ist geringer entwickelt (Abb. 7 g). Die sogenannten verschmolzenen Parameren (Abb. 7 d, e, f) bilden einen flacheren, gestreckteren Napf, der im caudalen Teil deutlich länger ist, die Dörnchen der Außenseite sind kleiner. Der sogenannte Arcessus (Abb. 7 a, b, c) besitzt ein tiefer wannenförmiges Basalstück von abweichender Gestalt. Das Mittelstück ist terminal nicht so tief gegabelt, sein lateraler Teil nicht so breit wie bei der vorhergehenden Art. Das sog. Sternum XI (Abb. 8 b, c, d, e) weicht stärker ab. Sein caudad gerichteter Hornfortsatz entspringt mehr dorsal an der Platte, seine Spitze ist hakenförmig aufgebogen und trägt ein Paar spitzer Hörnchen. Im Profil erscheint das sogenannte

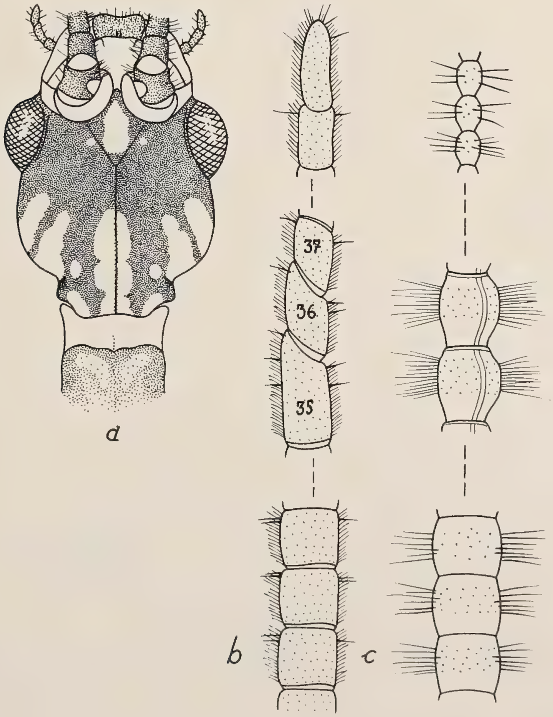


Abb. 6. a) *Fibla elkeweimerae* nov. spec., Kopf dorsal; Antennen: b) *Fibla pyrenaea* nov. spec., c) *Fibla elkeweimerae* nov. spec.

Sternum XI im ventralen Teil breiter, im dorsalen Teil schmäler als bei der vorhergehenden Art, rechts und links ist es ebenfalls etwas verschieden ausgebildet.

Über die Ökologie dieser Art ist nichts bekannt.

Fibla maclachlani (Albarda) und *F. pyrenaea* nov. spec. sind zweifellos nahe miteinander verwandt. Der Hauptunterschied liegt in der abweichenden Ausbildung der sogenannten Parameren, geringeren Differenzen der anderen inneren Strukturen des männlichen Genitalapparates und der Form des Ectoprocts. In der Kopfform und der Ausbildung des neunten Segments stimmen beide Arten miteinander überein. Es ist nicht auszuschließen, daß ein reichlicheres Material später erweisen wird, daß es sich um die östliche und westliche Subspecies einer Art handelt. Die räumlich weit getrennten Fundorte und die genannten Unterschiede im männlichen Genitalapparat sowie die noch sehr geringe Kenntnis der Gattung lassen es aber ratsamer erscheinen, sie vorerst als eigene Arten zu behandeln. *F. elkeweimerae* nov.

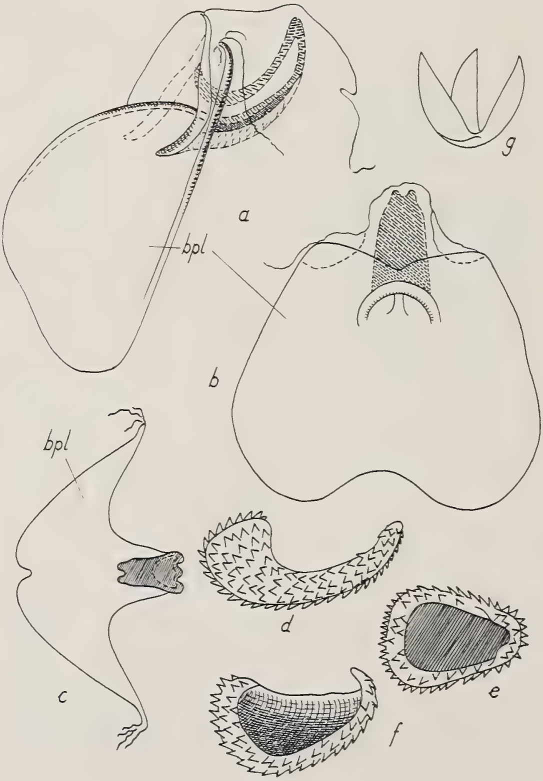


Abb. 7. *Fibla elkeweimerae* nov. spec., Genitalapparat: Arcessus: a) lateral, b) caudal, c) dorsal; sog. Parameren: d) lateral, e) ventral, f) ventrolateral; g) Hypandrium internum, dorsal.

spec. zeigt stärkere Abweichungen im Bau des Ectoprocts, des neunten Segments und der Strukturen des männlichen Genitalapparats. Auffallend sind die Unterschiede in der Kopfform und im Bau der Antennen.

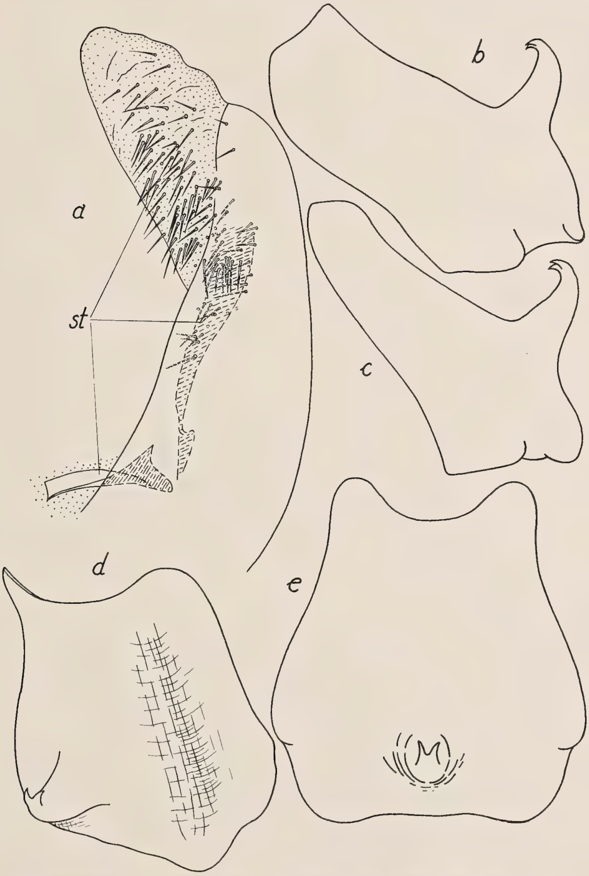


Abb. 8. *Fibla elkeweimerae* nov. spec., Genitalapparat: a) rechter Gonocoxit, ventral, Stylussack ausgestülpt; sog. Sternum XI: b, c) lateral, d) laterocaudal, e) caudal.

Insgesamt betrachtet erscheint die Gattung *Fibla* Navás durch den Bau der männlichen Genitalorgane gut begründet. Durch den Besitz der Skleritschale der sogenannten Parameren, einer ausgesprochenen Spezialhomologie, wird sie von allen anderen bekannten Inocelliiden abgegrenzt.

C. Zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Raphidioptera

1. Kopf und Prothorax

Das Nackenband ist bei *Fibla* wie bei allen Inocelliiden entlang der Mittellinie geteilt und durch seitliche Einbuchtungen gegliedert (Abb. 1 A, 6 a). Bei den Raphidiidae ist es, wenn überhaupt deutlich ausgebildet, fast stets ungegliedert und nicht median geteilt. Ein median geteiltes Nackenband ist auch für die Megalopteren typisch (Achtelig 1967). Das Auftreten eines median geteilten Nackenbandes bei den Inocelliidae ist als ursprünglich innerhalb der Raphidioptera anzusehen. (s. u.).

In diesem Zusammenhang erscheint es richtig, auf die Natur des Nackenbandes und die helle Zeichnung des Kopfes und Prothorax der Raphidioptera hinzuweisen. Diese wird in der taxionomischen Literatur zwar mehrfach beschrieben und in ihrem taxionomischen Wert diskutiert, da individuell recht veränderlich, jedoch gewinnt man den Eindruck, daß über die anatomischen Grundlagen der Zeichnung keine Klarheit herrscht.

Die hellen Flecken des Zeichnungsmusters der Raphidioptera bezeichnen die Ursprungsstellen der Muskulatur. Das Nackenband enthält die medialen dorsalen Bündel des kräftigsten Kopfmuskels, des Mandibeladduktors, die seitlich davon liegenden Fleckenfelder ebenfalls noch einen Teil der dorsalen Bündel dieses Muskels und am Außenrande die lateralen Bündel. Die frontal des Nackenbandes liegenden kleinen Flecken umfassen die Ursprünge der Labralretraktoren, Mundwinkelretraktoren und dorsalen Dilatatoren des Pharynx. Die beiden großen Fleckenfelder der Kopfunterseite enthalten medial die ventralen Bündel des Mandibeladduktors, lateral die des schwächeren Mandibeladduktors. Die kleinen Fleckchen in der Nähe der hinteren Tentorialgruben gehören zur Muskulatur der Maxille und des Labium (Achtelig 1967).

Die Pigmentierung der Insekten beruht hauptsächlich auf zwei Grundlagen. Einmal ist Pigment in die Epidermis eingelagert und scheint durch die mehr oder weniger transparente Cuticula hindurch, oder es schimmern verschieden gefärbte innere Organe hindurch. Diese Art der Pigmentierung entfällt hier. Zum anderen Male wird Pigment in die Exocuticula eingelagert. Dieser Fall liegt hier vor. Es werden in der Cuticula Melanine gebildet, die die Braun- oder Schwarzfärbung bewirken.

An den Ursprungsstellen der Muskelbündel durchziehen dichtgedrängt deren Fibrillen die Epidermiszellen, um sich an der Cuticula zu befestigen bzw. in sie einzutreten. In diesen Epidermiszellen ist kein Platz mehr vorhanden für die Einlagerung von Pigmentgranula, wie man an günstigen Objekten sehr schön im Leben beobachten kann, z. B. hyalinen Kleinkrebsen oder aquatilen Insektenlarven. So treten auch bei den erstgenannten Formen mit epidermaler Pigmentierung die Muskelursprungsorte als helle Flecke in Erscheinung.

Bei den Raphidioptera und anderen Insekten ist aber auch die Cuticula an den Ursprungsstellen der Muskulatur oft nicht durch Melaninbildung gefärbt, sondern zeigt nur das Bernsteingelb des Sklerotins. Dies dürfte auf einer abweichenden chemischen und physikalischen Struktur dieser Cuticularbereiche beruhen. Hierüber fehlen m. W. leider spezielle Untersuchungen. Die dunkelbraun oder schwarz gefärbten Teile der Cuticula zwischen und außerhalb der Muskelursprungsstellen sind durch Melanin dunkel pigmentiert.

Bei *Fibla* und einigen *Inocellia*-Arten haben wir den Fall vorliegen, daß das Ursprungsmuster der an der Innenwand der Kopfkapsel entspringenden Muskulatur vollständig in Erscheinung tritt. Bei vielen Raphidiiden und einem Teil der *Inocellia*-Arten sind jedoch die großen lateralen Ursprungsfelder der Mandibelmuskulatur und bei manchen Arten auch noch das Nackenband schwarz pigmentiert. Auf welcher Grundlage dieses abweichende Verhalten beruht, ist m. W. nicht bekannt. Vielleicht spielt hier eine ungewöhnlich dicke Zementlage der Epicuticula eine Rolle, wie sie von den Coleopteren bekannt ist. Sollte dies der Fall sein, dann wäre das Zeichnungsmuster nur überdeckt. Bei allen Arten mit schwarz pigmentierten Ursprungsfeldern der Kopfmuskulatur sind diese Bezirke aber stets durch eine abweichende Struktur der Cuticula gekennzeichnet. Die Ursprungsorte der Muskulatur zeigen eine viel feinere Mikroskulptur und sind matter. Die anderen dunkel pigmentierten Teile der Kopfkapsel weisen eine viel rauhere Mikroskulptur auf und besitzen stärkeren Glanz. Diese Strukturverschiedenheiten der Oberfläche der Cuticula sind natürlich ebenso bei den Arten mit vollständig ausgebildetem, hellem Fleckenmuster vorhanden.

In der taxionomischen Literatur über die Raphidioptera findet sich der Hinweis auf die Inkonstanz des Fleckenmusters und seinen somit geringen taxionomischen Wert (Carpenter 1936). Wie erwähnt, beruht das Fleckenmuster auf der Lage der Muskulatur, die wiederum nach einem festen Bauplan angeordnet ist. Daraus ergibt sich, daß eine individuelle Variabilität des Musters nur in beschränktem Maße möglich ist. Sie besteht in der mehr oder weniger starken Ausbildung, der Fusion oder Aufgliederung einzelner Bündel. Dementsprechend haben einzelne Flecke individuell verschiedenen Umfang, sind geteilt oder zwei oder mehr Flecke sind miteinander verschmolzen. In der Regel findet man solche Unterschiede schon beim Vergleich des Fleckenmusters der rechten und linken Seite eines Individuums (Abb. 1 B). Da bei nahe miteinander verwandten Arten, z. B. innerhalb einer Gattung, prinzipiell noch ein übereinstimmender Plan der Anordnung der Muskulatur zu erwarten ist, wird für die Artdiagnose das Fleckenmuster oft von geringem Wert sein oder die Differenzen so gering, daß sie sich der deskriptiven Erfassung entziehen. Zwischen höheren taxionomischen Einheiten können aber sicher Verschiedenheiten im Anordnungsplan bestehen, die sich in der abweichenden Musterbildung äußern, die von der individuellen Variabilität nicht mehr betroffen wird. So kann man feststellen, daß inerhalb der Inocelliidae ein dem gleichen Plan unterworfenes Zeichnungsmuster (vgl. die Abbildungen bei Albarda) besteht, das für die ganze Familie Gültigkeit hat.

Die Pigmentierung durch Melaninbildung und Sklerotisierung findet erst nach der Häutung bzw. nach dem Schlüpfen der Imago statt, dem die Phase der Härtung und Ausfärbung folgt. Frisch geschlüpfte Tiere zeigen daher noch ein vollständiges Fleckenmuster. Die Melaninbildung scheint in geringem Umfang noch während des ganzen Lebens weiter zu laufen, da alte Exemplare oft dunkler gefärbt sind als junge, aber schon voll ausgefärbte und ausgehärtete Stücke.

Die Kopfnähte sind bei den Raphidiidae stark reduziert (Achtelig 1967, Ferris und Pennebaker 1939). Coronalnaht und Frontalnähte fehlen, ebenso die Antennalnähte. Die Epistomalnaht kann voll ausgebildet sein oder bis auf laterale Spuren reduziert. Die lateral in der Epistomalnaht liegenden vorderen Tentorialgruben sind nicht mehr nachweisbar oder nur angedeutet, die vorderen Tentorialarme schwach ausgebildet. Die Occipitalnaht ist nicht mehr nachzuweisen, die Postoccipitalnaht stark reduziert und nicht mehr sicher auf der Ventralseite der Kopfkapsel festzustellen.

Bei *Fibla* und wohl allen Inocelliidae, wie die Abbildungen bei Albarda (1891) schließen lassen, ist die Coronalnaht noch deutlich ausgeprägt (Abb. 1 A, 6 a). Sie gabelt sich vorn in die schwach ausgebildeten aber noch gut verfolgbaren Frontalnähte. Die Antennalnähte sind kräftig entwickelt und trennen einen hohen, schirmartigen Torulus von der Kopfkapsel ab, der die auffallend großen, stark frontad gerückten Antennengruben lateral, caudal und medial umgibt. Die Epistomalnaht ist deutlich ausgebildet, wird jedoch durch die großen Antennengruben zum Teil verdeckt. Lateral und zwischen den Antennengruben ist sie gut sichtbar. Lateral der Antennengruben liegen in ihr die recht großen vorderen Tentorialgruben. Das läßt darauf schließen, daß hier die vorderen Tentorialarme noch kräftiger ausgebildet sind als bei den Raphidiidae. Dies steht im Einklang mit der Erhaltung der Kopfnähte (Achtelig 1967). Es ist eine gut ausgeprägte Occipitalnaht vorhanden, die das Hinterhaupt in auffallender Weise absetzt (Abb. 1 A, B; 2, 6 a). Sie ist nur dorsomedian unterbrochen. Eine deutliche Postoccipitalnaht umgibt das Foramen occipitale und ist, wenn auch schwach ausgeprägt, noch bis zu den hinteren Tentorialgruben zu verfolgen. Basal ist sie jedoch vor dem Foramen occipitale noch tief eingesenkt. Bei *Fibla elkeweimerae* nov. spec. zieht auch noch ein deutlich ausgebildetes Nahtpaar vom Vorderrand der hinteren Tentorialgruben frontad und grenzt die Region des Postmentum ab.

Die Gula ist bei den Raphidiidae, sicher im Zusammenhang mit der starken basalen Verengung und Verlängerung des Kopfes, caudal stark eingeengt bis auf eine einfache Mediannaht (Achtelig 1967, Ferris und Pennebaker 1939). Bei *Fibla* ist der Kopf wie bei allen Inocelliiden basal nicht verengt und auch noch nicht so auffallend verlängert wie bei den Raphidiiden. Dementsprechend ist die Gula basal noch kaum eingeengt und hier deutlich ausgebildet (Abb. 1 B).

Das Foramen occipitale soll bei *Raphidia flavipes* Stein von einem stark sklerotisierten Occipital-Postoccipitalbogen umgeben sein (Achtelig 1967). Er fehlt allen mir bekannten Raphidiopteren, auch den vorliegenden Stücken von *Raphidia flavipes*. Jedoch ist die Cuticula in der angegebenen Region stärker schuppig-dornig skulptiert. Es scheint eine Fehldeutung dieser Cuticularstruktur vorzuliegen. Bei *Fibla* und wahrscheinlich allen Inocelliidae fehlt der von den Raphidiidae bekannte, im Profil als Zapfen erscheinende, hufeisenförmig gebogene Wulst, der ventral das Foramen occipitale umgibt. An ihm inseriert die ventrale Längsmuskulatur des Prothorax (Achtelig 1967). Der Rand des Foramen occipitale ist bei *Fibla* ringsum nur leicht und schmal aufgebogen. Bei *Raphidia flavipes* liegt über dem erwähnten Zapfen ein kleiner Gularsklerit (Achtelig 1967). Er fehlt allen mir bekannten Raphidiopteren, auch den vorliegenden Stücken von *Raphidia flavipes*. Jedoch können solche kleinen, accessorischen Skleritbildungen individuell oft fehlen.

Der Prothorax zeigt zwischen den Vertretern beider Familien der Raphidioptera bemerkenswerte Unterschiede. Bei den Inocelliidae ist er noch nicht so stark verlängert wie bei den Raphidiidae und noch etwas kürzer als der Kopf. Bei den Raphidiidae ist er in der Regel stärker verlängert.

Das Pronotum ist bei *Fibla* wie bei allen Inocelliiden normal entwickelt und nimmt als großer Schild die Dorsalseite des Prothorax ein. Lateral reicht es nur etwa bis zur Mitte der Seiten des Prothorax herab. Der Seitenrand trägt eine Reihe von Tastborsten (Abb. 1, 2), die den Raphidiidae fehlt. Bei letzteren hat das Pronotum dagegen mächtige, freie Seitenflügel ausgebildet. Sie umgeben die Flanken des Prothorax und reichen noch auf die Ventralseite, wo sie nur einen Medianspalt zwischen sich frei lassen. Bei trockenen, genadelten Sammlungsstücken rollt sich das Pronotum ein, so daß sich die Seitenflügel ventral überlappen und der ventrale Medianspalt geschlossen erscheint. Diese unnatürliche Situation findet sich öfters in den Abbildungen der Literatur wiedergegeben.

Die Cervicalia (Laterocervicalia) sind bei *Fibla* und wohl allen Inocelliiden median durch die mebranöse Halshaut weit getrennt (Abb. 1 B, 2). Caudal ist ein Paar kleiner Postcervicalia[1]) vorhanden, das lateral an die Proepisterna grenzt. Frontad schließt sich an die Postcervicalia ein Paar großer und kompliziert gebauter Antecervicalia an, das durch eine schmale, membranöse Zone von den Postcervicalia getrennt ist. Jedes Antecervicale sendet von seiner Medialseite her einen schmalen Fortsatz frontad, der mit dem kleinen Kehlsporn des Hinterhaupts in gelenkige Verbindung tritt. Dorsal und etwas frontal des Vorderendes der Antecervicalia liegt bei *Fibla* ein größeres Skleritpaar in der Cervicalmembran. Die caudale Hälfte dieser Sklerite liegt unter dem membranösen Vorderrand des Pronotum verborgen. Man kann dieses Skleritpaar als Dorsocervicalia bezeichnen. Ein gleichartiges Skleritpaar kommt am ebenfalls verlängerten Prothorax der Nemopteridae vor (Acker 1958, Tjeder 1967). Vielleicht handelt es sich um funktionell bedingte Konvergenzbildungen, die mit der Verlängerung des Prothorax zusammenhängen.

---

[1]) Der Begriff Cervicalia soll hier keine Homologie ausdrücken, sondern ist nur im topographischen Sinne gemeint. Ante- und Postcervicalia können wohl in manchen Fällen aus einem ursprünglich einfachen Laterocervicale entstanden oder aber auch verschiedener Herkunft sein (s. o.).

Caudal grenzen die Proepisterna breit an die Proepimera, von denen sie nicht deutlich abgegliedert sind. Die Region des Epimeron ist aber durch das Coxopleuralgelenk und die Grube der Pleuralapophyse hinreichend gekennzeichnet. Frontal überlappen sie noch teilweise die Antecervicalia. Vom Furcasternum aus, das unter der Praecoxalbrücke des Mesothorax verborgen liegt, zieht eine größere, frontal erweiterte Skleritspange zwischen den Coxae des ersten Beinpaares frontad (Abb. 1 B, 2). Sie ist median in ganzer Länge tief eingezogen. Man kann sie als Basisternum ansprechen.

Bei den Raphidiidae sind die Post- und Antecervicalia miteinander lateral verbunden. Außerdem sind die Partner beider Paare jeweils auf der Ventralseite der Halsregion ohne Spur einer Grenze miteinander verschmolzen. Nur an der Grenze zwischen Post- und Antecervicalia ist ein artweise etwas verschieden gestaltetes, größeres und median gelegenes Membranfenster erhalten geblieben. So findet sich in der ventralen Halshaut der Raphidiidae nur noch eine einzige große und langgestreckte Cervicalplatte. Die bei *Fibla* ausgebildeten Dorsocervicalia fehlen den Raphidiidae. Die bei *Fibla* als Basisternum gedeutete Medianspange ist bei den Raphidiidae nur als schmaler, kurzer und dornförmiger Fortsatz des Furcasternum erhalten, der zwischen den Coxae des ersten Beinpaares liegt und kaum über diese hinausragt. Die Muskulatur des Prothorax konnte aus Mangel an fixiertem Material zur Sektion leider nicht mit berücksichtigt werden.

Matsuda (1956 a) sieht den caudalen Teil der großen Cervicalplatte der Raphidiidae in seinem Medianstück als Basisternum an, in seinen Seitenteilen vermutet er Teile der Subcoxa, hier also des Proepisternum. Auf Grund der bei *Fibla* gefundenen Verhältnisse gewinnt diese Deutung an Wahrscheinlichkeit. Die typische caudale Gelenkverbindung zwischen Cervicale und Prothorax liegt zwischen Caudalende des Cervicale und Frontalende des Proepisternum. Bei *Fibla* reicht das Proepisternum frontad bis über das Caudalende des Antecervicale. Letzteres stützt sich außerdem gegen das Postcervicale (Abb. 1 B, 2). Dieses wirkt nun durch seine Lagebeziehungen zu Proepisternum und Antecervicale wie ein abgegliederter, mediad gerichteter Flügel des Proepisternum. Der Frontalteil der als Basisternum gedeuteten Skleritspange ist bei *Fibla* deutlich erweitert, der Mittelteil dagegen sehr schmal. Es ist wahrscheinlich, daß der caudal des Membranfensters liegende Teil der großen Cervicalplatte der Raphidiidae aus einer Verschmelzung der vergrößerten, vom Proepisternum abgegliederten Postcervicalia und des Frontalteils des Basisternum entstanden ist. Die ursprüngliche Verbindung zwischen Basis und Frontalteil des Basisternum ging verloren.

Die ältere Deutung von Ferris und Pennebaker (1939), die die Cervicalplatte der Raphidiidae in ihrer Gesamtheit mit dem Cervicale identifiziert, wird damit hinfällig. Auch die neueren Handbücher der Zoologie bringen unzutreffende Deutungen der Sklerite der Cervicalregion, wobei einseitig nur die Raphidiidae zugrunde gelegt werden. Friedrich (1953) und Grandi (1951) bezeichnen die gesamte Skleritplatte der Raphidiidae als Cervicale, Handlirsch (1933—1936) als Sternit und Grassé (1951) als Prosternum.

Die Ausbildung größerer Skleritplatten in der Cervicalregion bei den Raphidiidae ist wohl im Zusammenhang mit der im Vergleich zu den Inocelliidae weiter fortgeschrittenen Verlängerung des Prothorax zu sehen. Für die langgestreckte Ventralseite des Prothorax wurde ein Schutz durch Skleritplatten und zugleich eine Versteifung notwendig. Im gleichen Licht erscheint auch die Ausbildung der großen Seitenlappen des Pronotum. Man könnte daran denken, daß die Röhrenstruktur des Pronotum bei den Raphidiidae wesentlich für die Versteifung des langen „Halses“ sei.

Insgesamt betrachtet können wir nach der Untersuchung der äußeren Morphologie des Kopfes und des Prothorax zweier Vertreter der Inocelliidae feststellen, daß sich diese Familie gegenüber den Raphidiidae durch die Beibehaltung einer Anzahl von Primitivmerkmalen auszeichnet. Demgegenüber sind die Raphidiidae durch eine Anzahl von Reduktionen, besonders in der Kopfregion, und Spezialisationen, die vor allem die Prothorakalregion betreffen, bemerkenswert.

Als ursprünglich können folgende Merkmale gelten: gute Ausbildung der Kopfnähte, nicht zur Basis hin verengter, wenig verlängerter Kopf, nicht verengte Gula, einfach gebaute Occipitalregion, relativ kurzer Prothorax, einfaches Pronotum ohne Seitenlappen, nicht miteinander verschmolzene Cervicalia, freies Basisternum.

Die Inocelliidae sind daher als die im Bau von Kopf und Prothorax ursprünglichere Familie der Raphidioptera anzusehen.

Weiterhin ist festzustellen, daß die Reduktion der Kopfnähte innerhalb der Raphidioptera eigenständig stattgefunden hat, parallel zu einer gleichartigen Reduktion innerhalb der Megaloptera. Die Annahme, daß die Raphidiidae und von den Megaloptera Corydalidae und Chauliodidae auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen und erst innerhalb dieses Entwicklungszweiges eine Reduktion der Kopfnähte stattfand (Achtelig 1967), wird, soweit nur dieses Merkmal betrachtet wird, hinfällig. Die Untersuchung von *Fibla* zeigt, daß sowohl die Raphidiopteren als auch die Megalopteren auf Ahnen zurückgehen, die vollständig entwickelte Kopfnähte besessen haben müssen. Die Reduktion derselben innerhalb beider Ordnungen ist als Konvergenz anzusehen.

Die anfangs erwähnte Gliederung des Nackenbandes entlang der Mittellinie, d. h. durch die Coronalnaht, bei den Inocelliidae und Megaloptera in zwei symmetrische Hälften und das Fehlen dieser Gliederung bei den Raphidiidae ist zweifellos strukturell bedingt. Bei Inocelliiden und Megalopteren werden die Ursprungsorte der medialen dorsalen Bündel des Adductor mandibulae durch die Coronalnaht getrennt, zu deren Seiten sie liegen. Bei den Raphidiiden ist offenbar mit der Reduktion der Coronalnaht eine Erhöhung der Festigkeit der Kopfkapsel an dieser Stelle verbunden gewesen. Damit konnten die medialen dorsalen Bündel des Adductor mandibulae an ihren Ursprungsorten eng aneinander rücken, und die Gliederung entlang der Mittellinie der Kopfkapsel entfiel. In diesem Merkmal sind die Raphidiidae gegenüber den Inocelliiden ebenfalls abgeleitet, die hier einen ursprünglicheren Zustand bewahrt haben.

2. *Männlicher Genitalapparat*

Besonderes Interesse beansprucht der Genitalapparat der Inocelliidae. Er weicht im Bau auffallend von dem der Raphidiidae ab. Seine Strukturen erscheinen gegenüber den Raphidiidae ins Innere verlagert.

Die beiden vorliegenden *Fibla*-Männchen wurden daher für eine eingehendere Untersuchung derselben benutzt. Außerdem wurden zum Vergleich Männchen folgender Vertreter der Raphidiidae herangezogen: *Raphidia maior* Burmeister, *R. notata* Fabricius, *R. phoenicia* Aspöck, *R. ophiopsis* Linné, *R. flavipes* Stein, *Agulla xanthostigma* (Schummel), *Agulla* spec. aus der Verwandtschaft von *A. maculicollis* (Stephens), *A. adnixa* (Hagen).

Die sogenannten verschmolzenen Parameren sitzen bei *Fibla* einem dünnhäutigen, sackförmigen Gebilde auf, das mit dem sogenannten Arcessus in membranöser Verbindung steht. Im Zusammenhang mit diesem Membransack steht auch das sogenannte Hypandrium internum. Dieser gesamte Organkomplex erweckt den Eindruck eines ausstülpbaren, membranösen Schlauches, dessen aufsitzende, sklerotisierte Strukturen bei der Ausstülpung nach außen gelangen. Um dies nachzuweisen, wurde in das abgeschnittene und mazerierte Ende des Abdomen eine feine Pipette eingeführt und das Abdomen um diese herum mit Hilfe eines Haares abgebunden. Durch Druckerhöhung konnte der eingestülpte, membranöse Schlauch mitsamt seinen Anhangsgebilden in erwarteter Weise zur Ausstülpung gebracht werden (Abb. 10 D). Beim lebenden Tier erfolgt die Ausstülpung wahrscheinlich bei der Kopulation durch den Druck der Hämolymphe. Die Lage der Skleritstrukturen des Organsystems in eingestülptem Zustand zeigt Abb. 5 a sowie die Abbildungen bei Aspöck (1966).

Die anschließende Untersuchung war aufschlußreich. Die sogenannten Parameren kommen an das caudale Ende des Sackes zu liegen und nehmen hier die Ventral- und zum Teil die Caudalseite ein. Die kräftigen Dörnchen, die diese Skleritschale außen trägt, sind jetzt caudad gerichtet. Der sogenannte Arcessus ist ebenfalls ausgestülpt worden. Er besteht aus einer großen, wannenförmigen Basalplatte, die einen kräftigen, hornförmigen, leicht gebogenen und an der Spitze gegabelten Fortsatz trägt. Bei ausgestülptem Sack ist die Höhlung der Wanne der Basalplatte nach außen gerichtet, der dem Frontalrande der Wanne genähert entspringende Hornfortsatz dorsad. Er ist frontad gekrümmt, seine Caudalseite geöffnet. Er besitzt also die Form einer caudad geöffneten Rinne. Zwischen den terminal liegenden sogenannten Parameren und der Basalplatte des Arcessus liegt eine breite membranöse Zone des Sackes, in der, etwa in der Mitte zwischen Parameren und Arcessus, das sogenannte Hypandrium internum entspringt. Bei eingestülptem Sack ragt es frei in die „Körperhöhle". Bei ausgestülptem Sack gelangt es nicht mit auf die Außenseite wie die anderen Strukturen desselben, sondern ragt in das Lumen des Sackes. Da die umgebende Membran äußerst dünn und empfindlich ist, zerreißt sie leicht. So kann eine äußere Lage des Hypandrium internum vorgetäuscht werden.

Die Ansicht, daß der beschriebene Sack nicht ausgestülpt, sondern craniad gestülpt werden kann (Aspöck 1966), ist durch geschilderten Befund widerlegt. Derselbe Autor ist der Meinung, daß es sich bei dem in Frage stehenden Gebilde nicht um einen Endophallus handeln kann, da es nicht mit dem als modifizierter zehnter Sternit gedeuteten Hypandrium internum in Verbindung stehe. Wie oben gezeigt werden konnte, steht jedoch das Hypandrium internum sehr wohl in Verbindung mit dem Sack. Dieser stellt zweifellos einen Endophallus dar. Für die Raphidiidae wurde ein solcher auch schon von Acker (1960) beschrieben. Wie später gezeigt werden kann, ist der Besitz eines Hypandrium internum geradezu als Beweis für das Vorhandensein eines Endophallus anzusehen.

Die bisher übliche Homologisierung der Teile des männlichen Genitalapparats der Inocelliidae und besonders der Gattung *Fibla* Navás erscheint nach der obigen Untersuchung fragwürdig. Die Homologie der terminalen, Dörnchen tragenden Skleritschale mit einem Paramerenpaar ist durch nichts gesichert. Vielmehr handelt es sich hier wohl um ein Haftorgan, das eine Bildung sui generis darstellt und ursprünglich vielleicht paarig war (s. u.). Das sogenannte Hypandrium internum stellt nichts anderes dar als eine dreiblättrige Sehne. An ihr dürfte ein weiter cranial entspringender Retraktormuskel inserieren, der den Endophallussack wieder zurückziehen bzw. einstülpen kann. Die Deutung des Hypandrium internum als modifiziertes Sternum des zehnten Segments (Acker 1960, Aspöck 1966) wird damit hinfällig, soweit es die Raphidioptera betrifft (s. u.). Das als Arcessus bezeichnete Organ drückt in den hier untersuchten Präparaten von *Fibla* bei ausgestülptem Endophallus mit seinem hornförmigen Fortsatz die bislang in der taxionomischen Literatur als Sternum des elften Segments gedeutete, ebenfalls ein Horn — bei manchen *Inocellia*-Arten sind es deren zwei — tragende Platte dorsad. Letztere ist auf ihrer Unterseite etwas vertieft, so daß das Horn des Arcessus hier eingreifen kann. Die sklerotisierte Außenseite des sogenannten Sternum XI setzt sich noch ein Stück auf die Unterseite fort und bildet so eine caudale Versteifung der Vertiefung. Der Arcessus stellt also offensichtlich ein Spreizorgan dar, das während der Kopulation und ausgestülptem Endophallus das als Verschlußklappe des Endophalluskomplexes bzw. der Genitalkammer dienende sogenannte Sternum XI empordrückt. Die Homologie des Arcessus mit Organen noch ursprünglicher erhaltener Genitalapparate der Raphidioptera wird weiter unten ausführlich diskutiert werden. Die Deutung des Arcessus als Spinasternum (Acker 1960) ist ganz unwahrscheinlich. Sehr fraglich erscheint auch die Homologisierung der Verschlußklappe der Genitalkammer mit dem Sternum XI. Es scheint sich vielmehr um das Sternum des zehnten Segments zu handeln. Diese Deutung wird durch den Befund bei den Raphidiidae erhärtet (s. u.). Seine direkte Verbindung mit dem Arcessus über eine Membran kann als weiterer Beweis für diese Anschauung gewertet werden. Damit erhält der Endophalluskomplex auch die zu fordernde Lage zwischen neuntem und zehntem Segment.

Während die *Raphidia*-Arten noch keinen Endophallus der oben beschriebenen Art und ebenso keine entsprechenden Skleritbildungen zu besitzen scheinen, ergab die Untersuchung von *Agulla xanthostigma* bemerkenswerte Übereinstimmungen im Bau des hier in der Entwicklung angebahnten Endophallus und seiner Sklerite mit den gleichen Strukturen der Inocelliidae, die zweifellos Homologien darstellen. Da der Genitalapparat von *Agulla* bisher nur sehr oberflächlich bekannt war, sind diese Übereinstimmungen übersehen worden. Das Präparat von *Agulla xanthostigma* wurde wie für *Fibla* beschrieben behandelt und der Endophallus so zur Ausstülpung gebracht.

Agulla xanthostigma besitzt einen kräftig entwickelten, membranösen Endophallussack, der terminal in zwei großen, abgerundeten Zipfeln endet (Abb. 10 C). Die zarte Cuticula des Sackes ist fein warzig strukturiert. An den beiden terminalen Zipfeln nehmen diese Wärzchen aber schon die Form kurzer Dörnchen an, sind jedoch noch nicht stärker sklerotisiert. Median liegt in der Dorsalwand, etwas cranial der Endzipfel, die typisch ausgebildete Retraktorsehne, bisher als Hypandrium internum bezeichnet. In ihrer Umgebung fehlt die Wärzchenstruktur der hier sehr dünnen Membran des Sackes. Noch weiter cranial, an der Basis des Endophallus, liegt in dessen Dorsalwand eine kräftig sklerotisierte Platte, die lateral je einen dorsad gerichteten Dornfortsatz trägt. Dieser Sklerit entspricht dem Arcessus der Inocelliidae. Die beiden Hornfortsätze stützen sich gegen eine nur schwach ausgebildete aber deutliche Skleritplatte, die basal in der Ventralmembran des Ectoprocts liegt. An der Basis des Aedoeagus liegt rechts und links ein langgestreckter Sklerit in der Seitenwand. Dieses Skleritpaar ist an seiner Außenseite dicht mit Dörnchen besetzt. In der Ventralwand des Aedoeagus liegt median ein langgestreckter, basal gegabelter Sklerit. Wenig caudal der Gabelung ist er beidseits in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, mit dem er Anschluß an die Gonocoxite gewinnt.

Aus diesem Befund lassen sich folgende Homologien ableiten: Der unpaare, mediane Sklerit in der Ventralwand des Aedoeagus von *Agulla xanthostigma* entspricht zweifellos der Hypovalva der *Raphidia*-Arten, ist dieser gegenüber aber schon stark reduziert. Bei anderen paläarktischen *Agulla*-Arten ist er noch umfangreicher ausgebildet. Für das Skleritpaar basal in den Seitenwänden des Endophallus ergeben sich m. E. zwei Möglichkeiten der Homologisierung. Welche dieser Möglichkeiten verwirklicht ist, wird sich erst durch eine anatomische Untersuchung entscheiden lassen, die die Muskulatur des Genitalapparats berücksichtigt. Man kann es einmal als reduziertes Paramerenpaar ansehen, wie es bisher geschehen ist (Aspöck 1964), bzw. als den abgegliederten, basalen Teil der Parameren. Zum anderen Male kann man es als abgegliederte, basale Steitenflügel der Hypovalva betrachten. Hierfür spricht, daß bei manchen *Raphidia*-Arten, z. B. *R. maior*, die basalen Seitenteile der Hypovalva zwar noch nicht abgegliedert, jedoch schon deutlich abgegrenzt sind und den gleichen Dörnchenbesatz zeigen wie die zur Diskussion stehenden Sklerite von *Agulla xanthostigma*. Gleichartige Dörnchen kommen jedoch auch an den Basen der Parameren mancher *Raphidia*-Arten vor. Die Seitenteile der Hypovalva sind bei manchen *Raphidia*-Arten dorsad eingebogen und nehmen damit die gleiche Lage wie das Skleritpaar von *Agulla xanthostigma* ein. Bis zu einer gesicherten Deutung der Natur dieses Skleritpaars bezeichnet man es am besten als Basalsklerite. Sollte sich diese Deutung der Basalsklerite bewahrheiten, so ergäbe sich eine interessante Erklärung der Natur des sogenannten Arcessus. Er könnte dann nämlich als modifiziertes, median verschmolzenes Paramerenpaar mit gewandelter Funktion betrachtet werden, zumindest aber als die distalen Teile desselben. Diese Deutung hat den Vorteil für sich, daß er nicht als neuerworbene oder zusätzliche Struktur des Genitalapparats erklärt werden muß. Für diese Homologisierung sprechen folgende Gründe: Bei den Raphidiidae wird die Ventralseite des Aedoeagus[1]) von der großen Hypovalva eingenommen, die basal weit auf die Seiten desselben herumgreifen kann. Die z. T. mächtig entwickelten Parameren liegen in der membranösen Dorsal- und Lateralwand des Aedoeagus, ihre stark sklerotisierten Spitzen ragen frei caudad oder sind mehr oder weniger senkrecht gegen die Hypovalva gestellt. Eine Verschmelzung der Parameren kommt schon bei *Raphidia*-Arten vor, die die zuletzt erwähnte Paramerenstellung zeigen (s. u.). Der Arcessus von *Agulla xanthostigma* erweckt mit seinen beiden Seitenhörnern durchaus noch den Eindruck einer verschmolzenen, ehemals paarigen Struktur. Diese ehemalige Paarigkeit tritt bei *Fibla* und *Inocellia crassicornis* noch in der Gabelung der Spitze des sonst unpaaren medianen Horns des Arcessus in Erscheinung. Der Arcessus liegt, wie die Parameren der *Raphidia*-Arten, in der Dorsalwand des Aedoeagus, bzw. des Endophallus. Als Beweis für diese Deutung des Arcessus kann es gewertet werden, daß m. W. bei keiner Art, die einen Arcessus besitzt, auch gleichzeitig eindeutige Parameren auftreten und umgekehrt keine Art mit gut entwickelten Parameren einen Arcessus aufweist.

---

[1]) Als Aedoeagus wird hier der gesamte zwischen den Gonocoxiten liegende Organkomplex bezeichnet, der ventral von der Hypovalva geschützt wird und in dessen membranöser Dorsalwand das Paramerenpaar liegt. Zwischen den Parameren mündet der Ductus eiaculatorius, zumindest bei den hier als ursprünglich angesehenen Formen mit geraden Parameren (*R. notata*-Typ).

Die andere hier untersuchte *Agulla*-Art aus der Verwandtschaft der *A. maculicollis* (Stephens) weicht im männlichen Genitalapparat von *A. xanthostigma* erheblich ab. Gonocoxite und Hypovalva sind miteinander verwachsen, so daß ventral eine geschlossene Wandung entsteht. In dieser liegt median ein Paar langgestreckter Sklerite in der Region der Hypovalva. In Fortsetzung derselben findet sich caudal ein Paar kräftiger, terminal stark sklerotisierter Haken, das wohl die caudad ganz ans Ende der Hypovalva verlagerten Parameren darstellt. Die Styli der Gonocoxite bestehen aus zwei übereinander liegenden, voneinander unabhängigen, stark sklerotisierten Haken, welche beide gelenkig inserieren. Arcessus und Retraktorsehne (Hypandrium internum) fehlen, ebenso das Sternum X. Sollte das terminal im Bereich der Hypovalva liegende Hakenpaar tatsächlich die Parameren darstellen, wäre das Fehlen des Arcessus nicht verwunderlich.

Dieser Typ des männlichen Genitalapparats weicht von dem von *A. xanthostigma* so weit ab, daß hier ein ganz anderer Entwicklungszweig vorliegen dürfte. Es wird somit wahrscheinlich, daß die paläarktischen Vertreter der Gattung *Agulla* verschiedenen Entwicklungsrichtungen angehören. Sie bilden keine phylogenetische Einheit. Eine Revision des gesamten Artenbestandes ist aber notwendig, um eine modernen Anschauungen genügende, phylogenetisch begründete Aufspaltung der Gattung durchzuführen. Von besonderer Bedeutung für die Ableitung des Arcessus aus den Parameren scheinen m. E. die Arten der *Raphidia ophiopsis*-Gruppe (im Sinne von Aspöck 1965) und verwandte Formen zu sein (Abb. 10 B). Bei den hierher gehörenden Arten besteht einmal eine Tendenz zur Verschmelzung des Paramerenpaars. Zum anderen Male sind die Parameren von dem schmalen terminalen Teil des Aedoeagus, der ventral von der fast völlig reduzierten Hypovalva kaum noch geschützt wird, dorsad in den breiten basalen Teil weggerückt und können annähernd senkrecht zu ersterem gestellt werden. Geht nun die basale Verbindung der Parameren verloren, so nehmen ihre miteinander verschmolzenen, terminalen Teile genau die Lage des Arcessus von *Agulla xanthostigma* und *Fibla* ein. Erhalten gebliebene Teile der Basen der Parameren könnten dann die Basalsklerite des Aedoeagus von *Agulla xanthostigma* darstellen. Die auffällige Ausstattung der Parameren der *R. ophiopsis*-Gruppe mit Hornfortsätzen, sie tritt auch bei verwandten Formen auf, dient offenbar schon dazu, die darüber liegenden Teile des Abdomen wegzudrücken. Auch hier liegt über ihnen ein umfangreiches, wenn auch schwach sklerotisiertes Sternum X. Infolge des fast vollständigen Verlusts der Hypovalva ist ein schmaler, membranöser Aedoeagus ausgebildet, der dem einstülpbaren, distalen Teil des Endophallus von *A. xanthostigma* und der Inocelliidae homolog ist. Sein abgerundetes, etwas verdicktes Ende ist schwach sklerotisiert und fein bedornt. Es zeigt damit eine ähnliche Struktur wie die Skleritschale von *Fibla* oder die Endzipfel des Endophallus von *A. xanthostigma.*

Noch schöner illustriert die Ausbildung der Parameren bei *R. flavipes* den Übergang von langgestreckten Parameren ursprünglicher im Genitalapparat gebauter *Raphidia*-Arten zur Arcessusbildung bei *A. xanthostigma* und den Inocelliidae. Die Hypovalva ist bei *R. flavipes* schon bis auf einen schmalen Mittelsteg reduziert, in Anbahnung einer Endophallusbildung, wie dies auch bei *R. ophiopsis und A. xanthostigma* der Fall ist. Die außerordentlich großen Parameren (Abb. 9 a, b, c) sind, wie bei den Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe, annähernd senkrecht zur Hypovalva gestellt. Median sind sie miteinander verschmolzen. Da sie sehr breit und gewölbt sind, bilden sie gemeinsam eine große Skleritwanne, die die Genitalregion dorsocaudal abschließt. Die Parameren tragen einige, z. T. sehr große Dornfortsätze, die offenbar auch hier dazu dienen, dorsal und cranial liegende Teile wegzudrücken. Von besonderem Interesse ist das dicht zusammengerückte mediane Dornenpaar. Es erinnert sehr an den Dornfortsatz des Arcessus der Inocelliidae, der zweifellos durch die Verschmelzung ähnlicher Fortsätze entstanden ist. Dorsocranial der Parameren liegt bei *R. flavipes* eine isolierte, gut ausgebildete Skleritplatte, das Sternum X.

Die Zweizipfeligkeit des Endophallus von *Agulla xanthostigma* scheint sich unter den Inocelliiden bei der Gattung *Inocellia* wiederzufinden. Von Interesse ist hier die schwache Dörnchenbewehrung der terminalen Zipfel des Endophallus dieser Art. Sie erinnert an die ähnliche aber stärkere Bewehrung der terminalen Skleritschale des Endophallus der *Fibla*-Arten. Es ist anzunehmen, daß letztere eine sekundäre Skleritbildung an dieser Stelle darstellt. Es mag hier bemerkt werden, daß bei Planipenniern funktionell wohl gleichartige Endophallusstrukturen auftreten, die als Konvergenzen oder Parallelentwicklungen zu verstehen sind. Principi (1949) bildet sie von *Chrysopa septempunctata* Wesmael ab. Tjeder (1956) stellt von der Myiodactylide *Osmylops pallidus* Banks ein als Arcessus bezeichnetes Organ dar, das m. E. ebenfalls hierhin zu stellen ist.

Die Retraktorsehne an der Dorsalwand des Endophallus von *Agulla xanthostigma* ist der gleichen Bildung bei den Inocelliidae homolog. Der schwach sklerotisierte Sklerit basal in der Ventralwand des Ectoprocts von *Agulla xanthostigma* ist zweifellos dem Sternum X (Sternum XI der Autoren) der Inocelliidae homolog, nimmt aber noch eine ursprünglichere Lage ein und ist noch nicht funktionell modifiziert zu einer Verschlußklappe der Genitalkammer. Es muß allerdings die Frage gestellt werden, ob es sich sowohl bei *Agulla xanthostigma* als auch bei den Inocelliidae um das ursprüngliche Sternum X handelt oder um eine funktionell bedingte Neubildung eines Sklerits an gleicher Stelle, der wohl als Widerlager für die Fortsätze des Arcessus zu dienen hat. Für die Ursprünglichkeit spricht das Vorhandensein einer schmalen Skleritspange zwischen den Medialseiten der Basen der Styli in der Caudalwand der Genitalregion von *R. notata*. Sie ist bei den mir vorliegenden süddeutschen Tieren wenig deutlich ausgebildet. Tjeder (1956) bezeichnet sie als Gonarcus. Ihre Lage spricht dafür, daß es sich um das Sternum X handelt. Auch entspricht an ihr ein Sehnenpaar, wie dies am Sternum X der *Fibla*-Arten der Fall ist. Aspöck (1966) gibt das Vorkommen einer sicher homologen Struktur, noch als Sternum XI bezeichnet, von zwei weiteren *Raphidia*-Arten an. In einem Falle ist es hier paarig ausgebildet. Wie erwähnt, tritt es auch bei *R. ophiopsis* auf.

Von Interesse ist der Vergleich der bei *Agulla xanthostigma* und *Fibla* aufgefundenen Verhältnisse im Bau des männlichen Genitalapparats mit denen der nearktischen *Inocellia longicornis* Albarda. Der männliche Genitalapparat dieser Art wurde, leider in stark schematisierter Weise, von Acker (1960) dargestellt. Diese Art scheint innerhalb der Inocelliidae noch recht ursprüngliche Züge gewahrt zu haben. So sind offenbar noch kleine, sklerotisierte Styli terminal an den Gonocoxiten vorhanden. Ebenso ist ein Paar kleiner Skleritplatten ausgebildet, von Acker als Parameren bezeichnet, das den bei *Agulla xanthostigma* vorhandenen Basalskleriten entsprechen dürfte. Caudal dieser Sklerite bildet Acker zwei nicht näher bezeichnete, Dörnchen tragende Strukturen ab, die man für Homologa der bedornten terminalen Skleritschale des Endophallus von *Fibla*, bzw. der bedornten terminalen Zipfel desselben von *Agulla xanthostigma* halten kann. Ihre Paarigkeit könnte dafür sprechen, daß der zweizipfelige Endophallussack von *Agulla xanthostigma* ursprünglich ist. Auch bei den paläarktischen *Inocellia*-Arten sind solche beborsteten, paarigen Strukturen an gleicher Stelle vorhanden (Abb. bei Aspöck 1966). Wie die Abbildung von Acker zeigt, ragt der Arcessus bei *Inocellia longicornis* noch caudad mit seinen Spitzen frei heraus. Diese Spitzen dürften dem Hornfortsatz der *Fibla*-Arten entsprechen. Offenbar nimmt der Arcessus bei *Inocellia longicornis* noch eine ähnliche Stellung ein, wie die Parameren der *R. ophiopsis*-Gruppe. Daraus läßt sich schließen, daß hier die Ausbildung des Endophallus noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei den paläarktischen Inocelliidae. Genauere Aussagen über den männlichen Genitalapparat der nearktischen Inocelliidae wird erst eine neue, spezielle Untersuchung zulassen, für die zur Zeit das Material fehlt. Sie wäre zweifellos von großem Wert für die Kenntnis der Phylogenie der Inocelliidae.

Die nearktische *Agulla adnixa* (Hagen) weicht im Bau des männlichen Genitalapparats von den paläarktischen Arten, die auf Grund der gleichartig verlaufenden Media anterior im Hinterflügel in dieselbe Gattung gestellt werden, erheblich ab. Mit Ausnahme der wenigen Arten des Subgenus *Alena* Navas scheint die Mehrzahl der nearktischen Raphidiidae in die Verwandschaft von *Agulla adnixa* zu gehören (Abb. bei Carpenter 1936). Sie dürften eine gut abgegrenzte Gattung bilden, die mit den paläarktischen *Agulla*-Arten wenig gemein hat (s. u.). Die *Alena*-Arten weichen im Bau des männlichen Genitalapparats so stark von *Agulla* ab, daß das bisherige Subgenus *Alena* (im Sinne Carpenters) wahrscheinlich Gattungsrang erhalten muß.

Am männlichen Genitalapparat von *Agulla adnixa* interessiert im Rahmen dieser Untersuchung, daß ein Arcessus und das Sternum X fehlen. Die Retraktorsehne des Endophallus ist ungewöhnlich groß, sehr viel größer als bei allen mir vorliegenden paläarktischen Raphidiopteren. Ihr Auftreten bei gleichzeitigem Fehlen eines Arcessus ist bemerkenswert und bedarf weiterer Untersuchungen. Der Endophallus ist einzipfelig, terminal zugespitzt. Die auf der Ventralseite des Aedoeagus liegenden Parameren weichen von denen der paläarktischen Raphidiidae in Form und Lage stark ab, sind jedoch bei den meisten hierhin gehörenden nearktischen Arten recht gleichartig gebaut. Ein Teil der nearktischen Arten (z. B. *A. directa* Carpenter, *A. flexa* Carpenter) weicht aber so stark im Bau der männlichen Genitalorgane, besonders auch im Bau der Parameren ab, daß ihre Stellung überprüft werden müßte. Es ist m. E. überhaupt noch nicht bewiesen, ob es sich bei den Parameren der nearktischen *Agulla*-Arten um Organe handelt, die den Parameren der paläarktischen Raphidiidae homolog sind. Dafür könnte das Fehlen des Arcessus sprechen. Eine Hypovalva fehlt. Es treten nur zwei schmale Skleritspangen von den Gonocoxiten auf die Ventralwand des Aedoeagus über, die sonst weitgehend von den Ventromedialteilen der Gonocoxite verdeckt wird. Bei *Alena* (Abb. bei Acker 1960) liegt in der Ventralwand des Aedoeagus ein Paar Skleritspangen, das als Paramerenpaar bezeichnet wird. Seine Homologie mit den sog. Parameren der nearktischen *Agulla*-Arten scheint mir unsicher zu sein und müßte in einer speziellen Untersuchung geklärt werden, die auch die inneren Strukturen des Genitalapparats berücksichtigt.

Aus den geschilderten Untersuchungsergebnissen lassen sich folgende Schlüsse ziehen: Die Vertreter der Gattung *Raphidia* scheinen den ursprünglichsten männlichen Genitalapparat innerhalb der Raphidiopteren zu besitzen. Es sind gut entwickelte Styli an den Gonocoxiten vorhanden. Die Gonocoxite weisen allerdings eine bei den Raphidiidae überhaupt vorhandene Tendenz zur Verschmelzung mit dem aus Tergum und Sternum des neunten Segments gebildeten Skleritring auf, sicher eine sekundäre Erscheinung. Bei den Inocelliidae sind die Gonocoxite in ursprünglicher Form erhalten, doch sind die Styli, mit Ausnahme vielleicht der nearktischen Arten, modifiziert. Ursprünglicher ist auch die Ausbildung des Tergum und Sternum des neunten Segments bei den Inocelliidae, das hier noch die Nahtstelle zwischen beiden zeigt. Die nearktischen Arten sind auch hier noch primitiver gebaut, da Tergum und Sternum des neunten Segments noch deutlich durch eine breitere membranöse Zone getrennt sind (Abb. bei Acker 1960). Das Sternum IX ist hier auch noch wesentlich breiter als bei den paläarktischen Arten der Familie, sicher ebenfalls ein primitiver Zustand. Die Ventralseite des Aedoeagus der *Raphidia*-Arten, der noch nicht eingestülpt, sondern höchstens etwas hochgeklappt werden kann, wird durch eine große Skleritplatte, die Hypovalva, eingenommen. Sie übernimmt den ventrocaudalen Abschluß der Genitalorgane. Die basalen, lateralen Teile der Hypovalva können eine Tendenz zur Reduktion aufweisen. In der dorsalen, bzw. dorsolateralen Wand des Aedoeagus der *Raphidia*-Arten entspringt basal ein oft mächtig entwickeltes Paramerenpaar. Es fehlt nur selten. Öfters ist es terminal verschmolzen. Weitere Skleritbildungen des Aedoeagus fehlen. Dorsal der Basis des Aedoeagus liegt ursprünglich das Sternum X als einfache Skleritplatte. Die Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe und verwandte Formen zeigen den Beginn einer Entwicklung, die zur Endophallusbildung bei *Agulla xanthostigma* und den Inocelliiden führte. Bei *Agulla xanthostigma* zeigt die Hypovalva eine fortgeschrittene Reduktion, wie es ähnlich schon bei *R. flavipes* der Fall ist. Ihre lateralen Teile sind basal als isoliertes Skleritpaar abgegliedert, bzw. ist hier ein basaler Teil der Parameren erhalten geblieben. Der Boden des Aedoeagus ist schon weitgehend membranös ausgebildet und wird lateral von den großen Gonocoxiten schützend umgebend, die noch gut entwickelte, sklerotisierte Styli besitzen. Terminal ist er, vielleicht ursprünglich, zweizipfelig und zeigt hier Ansätze einer Bedornung aber noch keine Skleritbildung. Die Parameren sind miteinander verschmolzen, modifiziert und haben einen Funktionswandel erfahren. Es kam so zur Ausbildung eines typischen Arcessus. Es ist eine Retraktorsehne (Hypandrium internum)¹) ausgebildet. Über den hier inserierenden Muskel lassen sich nur Vermutungen anstellen. Die Arbeit von Stitz (1909) ist leider sehr

---

¹) Das sog. Hypandrium internum der Planipennia scheint zumindest nicht immer mit dem gleichnamigen Organ der Raphidioptera identisch zu sein. Leider reichten Zeit und vorhandenes Material nur zu einer Untersuchung dieses Organs bei *Osmylus fulvicephalus* Scopoli aus. Das Hypandrium internum zeigt hier ganz andere Lagebeziehungen als bei den Raphidioptera. Es liegt subterminal auf der Ventralseite des Endophallus. Zudem sind seine drei kielartigen Flügel im Gegensatz zu den Raphidioptera nach außen gerichtet. Es dürfte nur eine oberflächliche Ähnlichkeit der Gestalt zwischen den gleichnamigen Organen beider Ordnungen vorliegen. Der Lage nach ist bei *Osmylus* die Deutung des Hypandrium internum als Sternum X viel einleuchtender. Doch sind zur Klärung dieser Frage umfangreichere Untersuchungen, die die Muskulatur einschließen, notwendig.

summarisch und behandelt nicht das Homologieproblem. Die Muskulatur wird nur nebenbei erwähnt. Sonst gibt es leider nur sehr wenige anatomische Untersuchungen über den Genitalapparat der Insekten, keine davon befaßt sich mit den Neuropteren. Erst eine vergleichende anatomische Untersuchung kann hier Klarheit schaffen. Sie wird erst durchgeführt werden können, wenn genügend fixiertes Material zur Verfügung steht. Das Sternum X (Sternum XI der Autoren) ist bei *Agulla* schwach ausgebildet vorhanden. Insgesamt betrachtet nimmt *Agulla xanthostigma* eine vermittelnde Stellung zwischen der Gattung *Raphidia* und den Inocelliidae im Bau des männlichen Genitalapparates ein und zeigt eine fortgeschrittene Endophallusbildung, die bei den Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe und *R. flavipes* angebahnt ist. Bei den Inocelliidae ist das neunte Segment noch ursprünglicher erhalten, ebenfalls die Gonocoxite. Die Styli sind modifiziert. Die Ausbildung eines Endophallus ist endgültig vollzogen. Die Hypovalva ist völlig reduziert worden. Auch ihre basalen, lateralen Reste, bzw. die der Parameren gehen innerhalb der Familie verloren. Die Para-

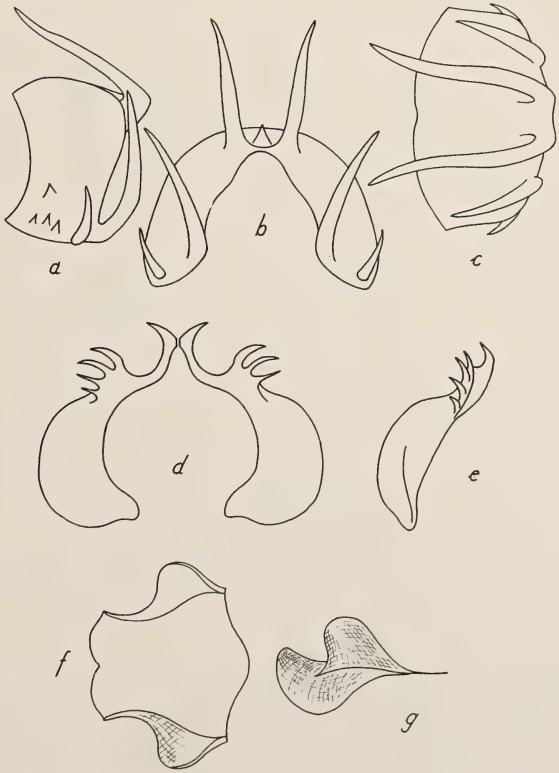


Abb. 9. Parameren von *R. flavipes:* a) lateral, b) caudal, c) dorsal; *R. ophiopsis:* d) caudal, e) lateral; Arcessus von *A. xanthostigma:* f) dorsal, g) lateral.

meren sind noch stärker modifiziert worden und dienen bei ausgestülptem Endophallus als Heber des Sternum X. Letzteres hat einen Funktionswandel erfahren, indem es sich cranial abgefaltet hat und so als Verschlußklappe der Genitalkammer dienen kann. In gewisser Weise übernimmt es damit die Schutzfunktion der verlorengegangenen Hypovalva. Die eigentlichen Kopulationsorgane sind also bei den Inocelliidae ins Innere verlagert worden und werden außer vom Sternum X von den Gonocoxiten schützend verborgen.

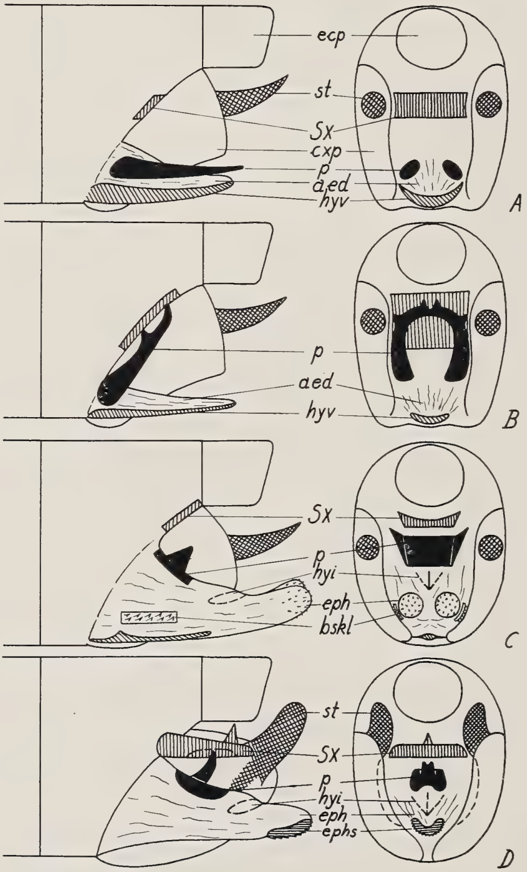


Abb. 10. Schematische Seiten- und Caudalansichten des männlichen Genitalapparats, die die Entwicklung des Endophallus aus dem ursprünglichen, äußeren Genitalapparat der Raphidiidae zeigen. In den Seitenansichten ist der linke Gonocoxit entfernt, um die dahinter liegenden Teile darzustellen. In den Fig. C, D ist der Endophallus, in Fig. D sind auch die Stylussäcke ausgestülpt. Die Teile des Genitalapparats sind in dieser Abbildung entsprechend der in dieser Arbeit durchgeführten Homologisierung bezeichnet. A) *R. notata*-Typ, B) *R. ophiopsis*-Typ, C) *A. xanthostigma*-Typ, D) Inocelliiden(*Fibla*)-Typ.

In der Abb. 10 sind die verschiedenen Ausbildungsstufen des männlichen Genitalapparats der Raphidioptera, die hier beschrieben wurden, schematisch dar- und nebeneinander gestellt worden. Bei der Betrachtung dieser Reihe muß man aber im Auge behalten, daß es sich nicht um eine phylogenetische Reihe zu handeln braucht.

Auf Grund der Untersuchung der äußeren Morphologie von Kopf, Prothorax und männlichen Genitalapparat der Raphidioptera kann ausgesagt werden, daß die Inocelliidae im Bau des Kopfes und Prothorax ursprünglicher sind als die Raphidiidae. Im Bau des männlichen Genitalapparats sind sie stärker abgeleitet als jene. Die Raphidiidae zeigen sich im Bau des männlichen Genitalapparats primitiver als die Inocelliidae. *Agulla xanthostigma* besitzt den gleichen Bau des Kopfes und Prothorax wie *Raphidia,* nimmt aber in der Ausbildung des männlichen Genitalapparats eine vermittelnde Stellung ein. Es kann auf Grund der Ausbildung des letzteren angenommen werden, daß die paläarktischen Vertreter der Gattung *Agulla* teilweise, zumindest aber *Agulla xanthostigma*, den Inocelliidae näher stehen als die Vertreter der Gattung *Raphidia*, die sich mit den Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe und ähnlichen Formen aber dem Zustand von *Agulla xanthostigma* schon nähern. Es kann aber noch nicht ausgesagt werden, ob es sich hier um parallele Entwicklungen innerhalb beider Familien der Raphidioptera handelt oder ob phylogenetisch begründete Verwandschaftsverhältnisse vorliegen. Um die phylogenetischen Zusammenhänge der rezenten Gruppen der Raphidioptera aufzuklären, müßte ein viel umfangreicheres Material herangezogen werden, als dies hier möglich war. Besonders müßten auch die nearktischen und die noch fast unbearbeiteten ostasiatischen Arten berücksichtigt werden. Letztere könnten vielleicht noch Beziehungen zu den nearktischen Formen aufweisen.

3. *Wert der Media anterior als taxionomisches Merkmal*

Die Ausbildung des Flügelgeäders ist für die derzeitige Abgrenzung der Gattungen innerhalb der beiden rezenten Familien der Raphidioptera von Bedeutung. Sowohl die Raphidiidae als auch die Inocelliidae werden in jeweils zwei Gattungen geteilt, die sich auf Grund desselben Merkmalpaares, nämlich des Verlaufs der Media anterior im Hinterflügel, unterscheiden. Bei den Vertretern der Gattungen *Fibla* (Inocelliidae) und *Raphidia* (Raphidiidae) ist die Media anterior als Längsader ausgebildet, bei denen der Gattungen *Inocellia* (Inocelliidae) und *Agulla* (Raphidiidae) als Querader. Es erscheint notwendig, den Wert dieses Merkmalpaares zu diskutieren.

Die Ausbildung der Media anterior als Längsader ist als ursprüngliches Merkmal anzusehen, die Ausbildung als Querader als abgeleitetes Verhalten. Die Ursprünglichkeit der als Längsader ausgebildeten Media anterior wurde schon von früheren Autoren (Carpenter 1936, Martynov 1928) betont, so daß hier nicht näher darauf eingegangen werden muß.

Über den taxionomischen Wert dieses Merkmals ist folgendes festzustellen: Ein Primitivmerkmal ist grundsätzlich der Ahnform einer Verwandtschaftsgruppe zuzusprechen, in der es auftritt. Es kann bei einzelnen Vertretern der Entwicklungsrichtungen erhalten bleiben, in die sich im Verlauf der Phylogenese diese Ahnform aufgespalten hat. Die dieses Merkmal noch aufweisenden Arten sind, wenn sie verschiedenen Entwicklungsrichtungen angehören, nicht näher miteinander verwandt. Ihre Zusammenfassung in einer systematischen Einheit wäre fehlerhaft und würde zu einem künstlichen System führen, das die phylogenetischen Zusammenhänge mißachtet. Daraus ergibt sich, daß die als Längsader ausgebildete Media anterior, als Merkmal für sich allein betrachtet, taxionomisch wertlos ist.

Das Auftreten der Media anterior in Form einer Querader als abgeleitetes Merkmal scheint innerhalb der Raphidioptera einer verbreiteten Tendenz zu entsprechen. Es ist wohl mehrfach parallel aufgetreten. Es ist nicht als Spezialhomologie aufzufassen, sondern als Reduktionserscheinung. Für sich allein betrachtet ist damit dieses Merkmal gleichfalls als taxionomisch wertlos anzusehen.

Zu welchen Resultaten die ausschließliche Berücksichtigung eines solchen Merkmals führt, zeigt die offensichtlich unbegründete Zusammenfassung der nearktischen und paläarktischen Raphidiidae, die eine als Querader ausgebildete Media anterior im Hinterflügel aufweisen, in der Gattung *Agulla* Navás. Schon die Zusammenfassung sowohl der nearktischen als auch der paläarktischen Arten mit diesem Geädermerkmal in jeweils einer Gattung ist offenbar nicht gerechtfertigt, sondern faßt verschiedene Entwicklungszweige zusammen. Das gleichartige Auftreten dieses Merkmalpaares in beiden Familien der Raphidioptera hätte schon eine Warnung sein sollen.

Um nachzuweisen, ob die durch dieses Merkmalpaar abgegrenzten Gattungen tatsächlich miteinander näher verwandte, dem gleichen Entwicklungszweig angehörende Arten zusammenfassen, müssen andere Merkmale herangezogen werden. Hierfür bieten sich die männlichen Genitalorgane an. Die Kompliziertheit der hier vorliegenden Strukturen verringert die Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den an ihnen auftretenden Abwandlungen des Bauplans um Konvergenzen handelt. Gleichzeitig erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß miteinander verwandte, der gleichen Entwicklungsrichtung angehörende Arten durch gleichartige Spezialisierungen im Bau des männlichen Genitalapparats zusammengefaßt werden.

Der taxionomische Wert der hier diskutierten Geädermerkmale wird schon von Aspöck (1966) für die Inocelliidae in Frage gestellt. Nach der Untersuchung des männlichen Genitalapparats einer Reihe von paläarktischen Vertretern beider Gattungen der Inocelliidae konnte dieser Autor feststellen, daß zwischen dem einzigen ihm bekannten Vertreter der Gattung *Fibla* und einem Teil der *Inocellia*-Arten größere Gemeinsamkeiten bestehen. Dagegen weicht ein Teil der paläarktischen *Inocellia*-Arten, der eine eigene Gruppe bildet, stärker ab. Die Gemeinsamkeiten bestehen im Bau des Sternum X, des sog. Arcessus, der modifizierten Styli der Gonocoxite. Das oben als Charakteristikum der Inocelliiden angeführte, paarige terminale Borsten-, bzw. Dörnchenfeld des Endophallus ist aber bei allen bekannten *Fibla*-Arten als unpaare, bedornte Skleritschale entwickelt. Die Gattung *Fibla* erscheint auf Grund dieser Spezialhomologie gut abgegrenzt und begründet. Sie unterscheidet sich in diesem Merkmal grundsätzlich von den sonst im Bau des männlichen Genitalapparats weitgehend übereinstimmenden *Inocellia*-Arten *I. crassicornis* (Schummel) und *I. iaponica* Okamoto.

Die gründliche anatomische Untersuchung von Kopf und Prothorax eines primitiven Vertreters der Raphidioptera, also einer Inocelliide, dürfte zur Kenntnis des Verwandtschaftsverhältnisses zwischen Raphidiopteren und Megalopteren wesentlich beitragen. Bisher fehlte leider für eine solche Arbeit das Material. Jedoch soll hier darauf hingewiesen werden, daß mit der, allerdings sehr seltenen, *Inocellia crassicornis* (Schummel) auch in Deutschland ein Vertreter der Inocelliidae vorkommt, auf den geachtet werden sollte. Für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Ordnung Raphidioptera ist ein eingehendes Studium des männlichen Genitalapparats notwendig, das den gesamten Artenbestand einschließt. Eine vergleichend-anatomische Bearbeitung des Genitalapparats der Raphidioptera und Planipennier läßt Aufschlüsse über die verwandschaftlichen Beziehungen zwischen beiden Ordnungen erwarten.

D. Zusammenfassung

1. Es werden zwei neue Arten der Inocelliiden-Gattung *Fibla* Navás aus Südeuropa beschrieben.
2. Die äußere Morphologie von Kopf und Prothorax der Inocelliidae und Raphidiidae werden verglichen. Die Inocelliidae erweisen sich im Bau von Kopf und Prothorax als die ursprünglichere Familie.
3. Der im Bau erheblich von dem der Raphidiidae abweichende männliche Genitalapparat der Inocelliidae wird mit dem ursprünglicher gebauten der Raphidiidae verglichen. Die Inocelliidae besitzen einen Endophallus. Schon innerhalb der Raphidiidae ist eine Tendenz zur Endophallusbildung festzustellen. Die bisherige Homologisierung der Teile des Genitalapparats der Inocelliidae erweist sich als fehlerhaft. Es werden folgende Änderungen notwendig:
   - a) Die terminale Skleritschale des Endophallus von *Fibla*, bzw. die beborsteten terminalen Endophalluszipfel der Gattung *Inocellia* und von *Agulla xanthostigma*, bisher als verschmolzene Parameren gedeutet, erweisen sich als Strukturen eigener Art, die sich bei den Planipennia wiederfinden.
   - b) Das Hypandrium internum, bisher als modifiziertes Sternum X betrachtet, ist die Sehne des Retraktormuskels des Endophallus. Das Hypandrium inter-

num der Planipennier scheint dem gleichnamigen Organ der Raphidioptera nicht homolog zu sein.

c) Der sog. Arcessus, bisher als Spinasternum gedeutet, wird auf das verschmolzene, im Zusammenhang mit der Endophallusbildung modifizierte und funktionell geänderte Paramerenpaar zurückgeführt.

d) Die bisher mit dem Sternum XI identifizierte Skleritplatte erweist sich als das Sternum X. Damit erhält der Endophallus die zu fordernde Lage zwischen neuntem und zehntem Segment.

5. Die Ausbildung der Media anterior im Hinterflügel, bisher das Hauptmerkmal zur Gliederung der beiden Familien der Raphidioptera in Gattungen, erweist sich, vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet, als taxonomisch wertlos.

6. Die nearktischen und paläarktischen Vertreter der Gattung *Agulla* gehören verschiedenen Entwicklungsrichtungen an. Die nearktischen und paläarktischen Arten bilden auch untereinander keine homogenen Gruppen. Die Aufteilung in verschiedene Genera erscheint notwendig, liegt aber nicht innerhalb des Rahmens und der Möglichkeiten dieser Arbeit.

E. Summary

1. Two new species of *Fiblia Navás* (Inocelliidae) from southern Europe are described.

2. The external morphology of the head and prothorax of the Inocelliidae and Raphidiidae are compared.

3. The posterior part of the big cervical plate of the Raphidiidae is shown to be a fusion of the basisternum and medial offsprings of the proepisterna.

4. The aberrant male genitalia of Inocelliidae are compared with the more primitive ones of the Raphidiidae. A typical endophallus is found in all Inocelliidae. It is shown that the terminology presently used by taxonomists and morphologists for the structures of the male genitalia of the Inocelliidae is incorrect. These structures are homologized now the following way:

   a) The fused parameres of *Fibla* and the homologous paired setiferous terminal endophallic lobes of *Inocellia* are shown to be structures of their own, comparable only with the bilobed terminal part of the endophallus of the european *Agulla xanthostigma* and similar structures of the Planipennia.

   b) The hypandrium internum, said to be the modified sternum X, is shown to be the apodeme of the retractor muscle of the endophallus. The presence of this apodeme is characteristic of the endophallus.

   c) The arcessus, said to be a spinasternum, is shown to consist of the fused and modified pair of parameres, changed in form and function as a consequence of the development of an endophallus.

   d) The sclerite plate, thought of as the sternum XI, is the true sternum X. Thus the endophallus gets its ordinary position between segments 9 and 10.

5. Development of the media anterior in the hind wings as a longitudinal or transverse vein respectively, has been used as a prime character for separating the genera in both families of Raphidioptera. Here it is shown to be a character of no taxonomic value if seen from a phylogenetic point of view.

6. The nearctic and palearctic species of *Agulla* are shown to belong to different phylogenetic lines. The nearctic and palearctic species are also not homogeneous groups, respectively.

F. Erklärung der Abkürzungen

a	Occipitalausschnitt
acv	Antecervicale
aed	Aedoeagus
arc	Arcessus
as	Antennalnaht
bpl	Basalplatte des Arcessus
Bs	Basisternum
bskl	Basalsklerit
cs	Coronalnaht
cx	Coxa
cxp	Gonocoxit
dcv	Dorsocervicale
ecp	Ectoproct
eph	Endophallus
ephs	terminale Skleritschale des Endophallus
Epm	Proepimeron
Eps	Proepisternum
fs	Frontalnaht
Gu	Gula
hyi	Hypandrium internum
hyv	Hypovalva
NB	Nackenband
o	Occiput
ocs	Occipitalnaht
p	Parameren
pcv	Postcervicale
pla	Pleuralapophyse
pos	Postoccipitalnaht
prcxb	Praecoxalbrücke
PT	Pronotum
pt	hintere Tentorialgruben
S	Sternum
st	Stylus
T	Tergum
Tor	Torulus

G. Literatur

Achtelig, M. (1967): Über die Anatomie des Kopfes von Raphidia flavipes Stein und die Verwandtschaftsbeziehungen der Raphidiidae zu den Megaloptera. Zool. Jb. Anat. 84: 249—312.

Acker, Th. S. (1958): The comparative morphology of Stenorrhachus walkeri (Mac Lachlan) and of Nemopterella sp. (Neuroptera: Nemopteridae). Microentomology 23 (3): 106—130.

— (1960): The comparative morphology of the male terminalia of Neuroptera (Insecta). Microentomology 24 (2): 25—83.

Albarda, H. (1891): Revision des Raphidides. Tijdschr. v. Ent. 34: 65—184, Taf. 1—11.

Aspöck, H. und U. (1964): Synopsis der Systematik, Ökologie und Biogeographie der Neuropteren Mitteleuropas im Spiegel der Neuropteren-Fauna von Linz und Oberösterreich, sowie Bestimmungstabellen für die mitteleuropäischen Neuropteren. Naturkundl. Jb. Stadt Linz: 127—282.

— (1965): Zur Kenntnis der Raphidiiden von Südosteuropa und Kleinasien (Mit kritischen Bemerkungen zur Klassifikation der Familie). Ann. Naturhist. Mus. Wien 68: 309—364.

— (1966): Zur Kenntnis der Raphidiodea-Familie Inocelliidae (Insecta, Neuroptera). Ann. Naturhist. Mus. Wien 69: 105—131.

Carpenter, F. M. (1936): Revision of the nearctic Raphidiodea (recent and fossil). Proc. American Acad. Sc. 71 (2): 89—157, Taf. 1—2.

Ferris, G. F. und Ph. Pennebaker (1939): The morphology of *Agulla adnixa* (Hagen) (Neuroptera: Raphidiidae). Microentomology 4 (5): 121—142.

Friedrich, H. (1953): Neuroptera. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 5, 3. Abt., XII. Buch, Teil a: 1—148.

Grandi, G. (1951): Introduzione allo studio dell'entomologia. Bologna 1951, 2: 1—1332.

Grassé, P. P. (1951): Traité de Zoologie. Paris 1951, 10: 18—22.

Handlirsch, A. (1933—36): Raphidides. In: Kükenthal und Krumbach: Handbuch der Zoologie. 4, 2. Hälfte, 1. Teil, Insecta 2: 1402—1413.

Martynov, A. B. (1928): Permian fossil insects of North-East Europe. Trav. Mus. Geol. Acad. Sci. URSS 4: 1—118, Taf. 1—17 (zitiert n. Carpenter 1936).

Matsuda, R. (1957): Comparative morphology of the abdomen of a machilid and a raphidiid. Trans. Amer. Ent. Soc. 83: 39—63.

— (1956 a): The comparative morphology of two species of insects. Microentomology 21: 1—65.

— (1956 b): Musculature of the head of *Agulla adnixa* (Hagen). Neuroptera, Raphidiidae. J. Kansas ent. Soc., Manhattan 29: 146—155.

Principi, M. M. (1949): Contributi allo studio dei neurotteri Italiani. Boll. ist. Ent. Univ. Bologna 17: 316—362.

Snodgrass, R. E. (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smithson. misc. Collns. 135 (6): 1—60.

Stitz, H. (1909): Zur Kenntnis des Genitalapparats der Neuropteren. Zool. Jb. Anat. 27: 377—448, Taf. 25—29.

Tjeder, B. (1956): Neuroptera. In: Tuxen: Taxonomists glossary of genitalia in insects. Kopenhagen: 76—83.

— (1967): Neuroptera — Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 6. Family Nemopteridae. In: Hanström, Brinck, Rudebeck: South African Animal Life 13: 290—501.

Eine Aufzählung der Arbeiten von Navás findet sich bei Aspöck (1966), so daß ihr Nachweis hier entfallen kann.

Anschrift des Verfassers: Dr. K.-E. Lauterbach, 74 Tübingen, Hölderlinstr. 12, Zool. Institut.

(Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn)

Zur Taxonomie der auf der Salvadorikrähe *Corvus orru* lebenden Mallophagen-Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915

Von

HEINRICH KLOCKENHOFF

Im Rahmen einer Revision der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915, (Menoponidae: Mallophaga) untersuchte ich 2 Federlinge (♀) von *Corvus o. orru*, 31 Federlinge (15 ♂ und 16 ♀) von *Corvus o. cecilae* und 10 Federlinge (5 ♂ und 5 ♀) von *Corvus o. insularis*.

Frau Dr. T. Clay, British Museum (Natural History), London, und Herrn Dr. K. C. Emerson, Arlington (USA), danke ich für die Überlassung des Materials.

1. *Myrsidea robsoni* (Cummings, 1914)

Menopon robsoni Cummings, 1914 (p. 169, Abb. 7)

Wirt: *Corvus o. orru* Bonaparte, 1851

Als Cummings *Menopon robsoni* beschrieb, konnte er keine genaue Angabe über den Wirt machen; das Sammlungsetikett hatte die Aufschrift „Hawk Crow". Dazu schrieb Cummings: „Mr. A. F. R. Wollaston kindly tells me that I should be probably correct in referring this to *Gymnocorax senex* (Corvidae)".

Die Untersuchungen von Myrsideen, die von *Corvus tristis* (=*Gymnocorax senex*) aus dem gleichen Gebiet (Neth. Guinea) gesammelt wurden, ergaben jedoch, daß keine dieser Myrsideen zu der von Cummings beschriebenen Art gehört.

Die vorliegenden beiden *Myrsidea*-♀ von *Corvus o. orru* aus Wando (Western District, Papua, J. L. Owen, 691018/IIA), die mit dem Paralectotypus von *Myrsidea robsoni* verglichen wurden, stimmten mit ihm in allen wesentlichen Merkmalen weitgehend überein. Es ist daher wahrscheinlich, daß *Corvus o. orru* als Wirt von *Myrsidea robsoni* anzusehen ist.

Myrsidea robsoni ist charakterisiert durch die Form und Beborstung des Thorax und der Metasternalplatte (Abb. 1 und 2). Der Thorax ist, im Vergleich zum Abdomen, sehr groß. Eine deutliche Trennung zwischen Meso- und Metanotum konnte nicht festgestellt werden. Bei den nachstehend angeführten Meßwerten sind die des Paralectotypus in ( ) angegeben.

Körpermaße (in mm)

Caput-Länge: 0,36; 0,36; (0,35). Caput-Breite: 0,56; 0,57; (0,58). Prothorax-Länge: 0,22; 0,24 (0,25). Prothorax-Breite: 0,38; 0,39; (0,39). Pterothorax-Länge: 0,52; 0,53; (0,55). Pterothorax-Breite: 0,64; 0,66; (0,62). Abdomen-Länge: 0,63; 0,68; (0,62). Abdomen-Breite: 0,62; 0,65; (0,60). Gesamt-Länge: 1,55; 1,66; (1,60). Caput-Index: 1,56; 1,58; (1,65).

Beborstung

1. Anzahl der Gula-Setae: 11; 11; (10). 2. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Pronotum: 8; 8; (8). 3 a. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Metanotum: 20; 28; (15). 3 b. Anzahl der Setae auf dem Pterothorax-Notum: 38; 56; (58). 4. Anzahl der Setae der Metasternalplatte: 30; 30; (50). 5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III: 20—24 (22). 5. Angaben über die Beborstung des Abdomens sind wegen des schlechten Zustands der Präparate nicht möglich.

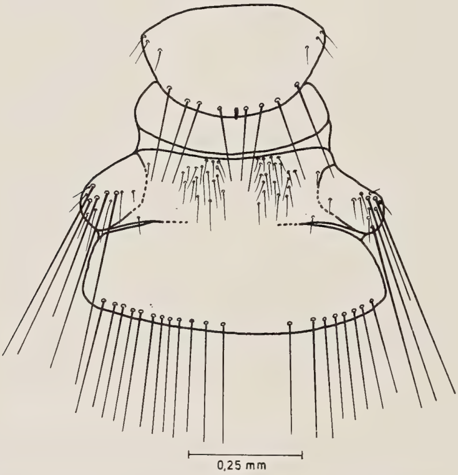


Abb. 1. *Myrsidea robsoni* ♀ Thorax dorsal.

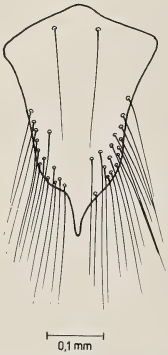


Abb. 2. *Myrsidea robsoni* ♀ Metasternalplatte.

2.1. *Myrsidea c. cecilae* **n. sp.** et **n. ssp.**

Wirt: *Corvus orru cecilae* Mathews, 1912

Material: 6 ♂ und 6 ♀ Smith Point, Port Essington, N. T. Australia, 3. viii. 1965, J. H. Calaby. 1 ♀ Townsville, Queensland, Australia, 3. ii. 1966, I. Rowley, CSIRO. 1 ♂ Kempsey, N. S. W. Australia, 3. iii. 1964, I. Rowley, CSIRO. Holotypus ♀ (von Smith Point) im Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Myrsidea c. cecilae ist charakterisiert durch die Form und Beborstung des Metanotums und des ersten Abdominaltergits (♀). Das Metanotum hat kein Borstenfeld, es trägt an seinem posterioren Rand in der Mitte eine Reihe von 9 bis 10 etwa gleichlangen Setae. Das erste Abdominaltergit ist größer als die folgenden und hat neben einigen langen Setae in der Mitte laterale Borstenfelder (Abb. 3 und 4). Die Postspirakularborsten des Abdominaltergits III sind im Gegensatz zu denen der anderen Tergite auffallend kurz. Das zweite Abdominalsternit (♀) ist gut entwickelt, die Borsten der Stachelhügel jedoch nur sehr schwach ausgebildet. Das Sklerit des männlichen Genitale entspricht dem „*shirakii*-Typus“ (Klockenhoff 1969). Weitere Merkmale sind in den nachstehenden Tabellen zusammengefaßt.

In diesen und den nachfolgenden Tabellen bedeuten $\bar{x}$ = Mittelwert, s = Streuung, VB = Variationsbreite und N = Anzahl der Messungen. Die Zeichnungen wurden nach Totolpräparaten angefertigt, fehlende oder abgebrochene Borsten wurden sinngemäß ergänzt.

Tabelle 1: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea c. cecilae*

♂ N = 6	$\bar{x}$		s		VB	
♀ N = 6	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,44	0,49	0,007	0,008	0,43—0,45	0,48—0,50
Caput-Breite	0,69	0,75	0,010	0,014	0,68—0,70	0,73—0,77
Prothorax-Länge	0,25	0,28	0,011	0,013	0,24—0,27	0,26—0,29
Prothorax-Breite	0,42	0,50	0,008	0,008	0,41—0,43	0,49—0,51
Pterothorax-Länge	0,40	0,47	0,026	0,011	0,36—0,44	0,45—0,48
Pterothorax-Breite	0,64	0,77	0,012	0,020	0,62—0,65	0,74—0,80
Abdomen-Länge	1,02	1,25	0,042	0,036	0,96—1,08	1,21—1,28
Abdomen-Breite	0,79	0,84	0,012	0,012	0,78—0,81	0,82—0,85
Gesamt-Länge	2,02	2,38	0,077	0,059	1,89—2,11	2,31—2,46
Caput-Index	1,56	1,53	0,031	0,029	1,51—1,60	1,50—1,57

Beborstung

1. Anzahl der Gula-Setae

♂: $\bar{x}$ = 12,00 s = 1,264 VB = 11—14 N = 6
♀: $\bar{x}$ = 13,66 s = 1,211 VB = 12—15 N = 6

2. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Pronotum

♂: $\bar{x}$ = 9,83 s = 1,169 VB = 8—11 N = 6
♀: $\bar{x}$ = 9,33 s = 0,516 VB = 9—10 N = 6

3. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Metanotum

♂: $\bar{x}$ = 14,83 s = 1,940 VB = 12—17 N = 6
♀: $\bar{x}$ = 9,33 s = 0,516 VB = 9—10 N = 6

4. Anzahl der Setae der Metasternalplatte

♂: $\bar{x}$ = 15,00 s = 2,190 VB = 13—19 N = 6
♀: $\bar{x}$ = 12,33 s = 1,366 VB = 11—14 N = 6

5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III

♂: $\bar{x}$ = 36,70 s = 3,267 VB = 31—42 N = 10
♀: $\bar{x}$ = 36,00 s = 2,796 VB = 32—41 N = 12

6. Beborstung des Abdomens (s. Tabelle 2 a—c)

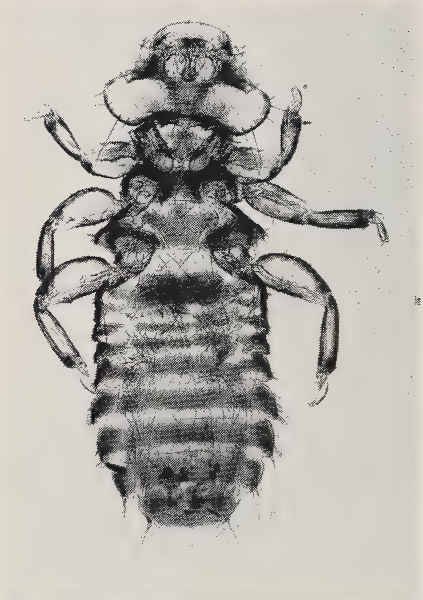


Abb. 3. *Myrsidea c. cecilae* n. sp. et ssp. ♀ Holotypus.

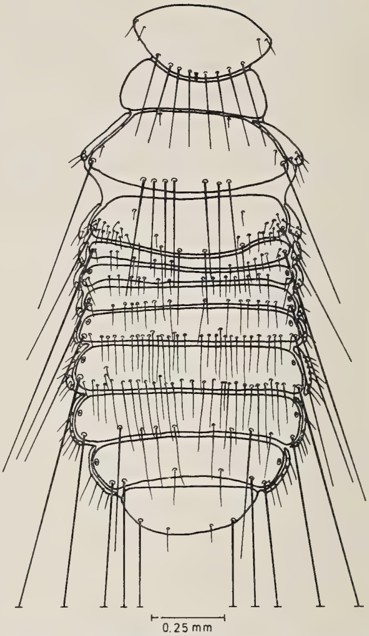


Abb. 4. *Myrsidea c. cecilae* n. sp. et ssp. ♀ dorsal.

Tabelle 2: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea c. cecilae*

Tabelle 2a: Anzahl der tergalen Setae

	N		x̄		s		VB	
Tergit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	6	6	22,50	36,67	1,870	6,501	20—25	30—48
II	6	6	20,17	15,50	1,722	2,167	18—22	12—18
III	6	6	22,50	18,00	2,588	1,264	19—26	17—20
IV	6	6	23,67	16,83	1,632	2,483	22—26	14—20
V	6	6	28,33	30,33	1,751	3,559	27—31	24—35
VI	6	6	28,50	31,00	2,167	1,414	26—32	29—32
VII	6	6	20,67	12,33	2,658	1,032	17—24	11—14
VIII	6	6	13,67	7,83	1,966	0,408	12—17	7— 8

Tabelle 2b: Anzahl der sternalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Sternit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	5	6	20,80	14,33	1,643	2,065	19—23	12—17
IV	5	6	44,60	30,66	4,827	3,723	39—49	27—32
V	6	6	78,33	91,66	4,966	8,358	73—82	81—102
VI	6	6	80,50	92,33	2,167	12,832	77—83	81—112
VII	6	6	60,00	53,16	5,291	7,413	55—67	42—60
VIII+IX	6	6	64,17	43,83	3,250	3,868	60—68	40—50

Tabelle 2c: Anzahl der pleuralen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Pleurit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	11	8	11,09	8,00	2,165	2,927	8—14	6—15
IV	11	8	13,27	10,63	1,954	2,924	10—16	8—17
V	12	8	15,75	19,13	2,179	5,083	12—19	12—27
VI	11	12	18,09	26,92	2,467	4,010	12—14	21—33
VII	12	12	16,75	24,25	1,712	3,165	13—20	18—28
VIII	12	12	10,50	15,83	1,678	2,124	8—13	13—18

2.2. *Myrsidea cecilae insularis* **n. ssp.**

Wirt: *Corvus orru insularis* Heinroth, 1903

Material: 1 ♂ und 2 ♀, Gaulim, New Britain, 27. Oct. 1962, H. Clissold, colr. BBM-NG 20 691. Holotypus ♀ BBM-NG 20 691 A (im Brit. Mus. Nat. Hist., London).

Diese Unterart stimmt in allen charakteristischen Merkmalen mit der Nominatform weitgehend überein. Sie (Abb. 6) unterscheidet sich jedoch von der Nominatform wie folgt: Außer den langen Setae am posterioren Rand des Metanotum (♀) besitzt dieses noch ein Feld kleinerer Borsten. Das erste Abdominaltergit (♀) ist lateral caudad ausgebuchtet; die abdominaltergale Beborstung ist wesentlich spärlicher als bei *M c. cecilae*. Die Postspirakularborsten der Tergite III und V (♀) sind kurz. Das ♂ entspricht im wesentlichen der Nominatform (Abb. 6).

Körpermaße (in mm)

Caput-Länge ♂: 0,44; ♀: 0,51—0,52. Caput-Breite ♂: 0,64; ♀: 0,72—0,74. Prothorax-Länge ♂: 0,22; ♀: 0,25—0,28. Prothorax-Breite ♂: 0,42; ♀: 0,46—0,48; Pterothorax-Länge ♂: 0,38; ♀: 0,53—0,54. Pterothorax-Breite ♂: 0,61; ♀: 0,76—0,79. Abdomen-Länge ♂: 0,96; ♀: 1,09—1,15. Abdomen-Breite ♂: 0,77; ♀: 0,82—0,84. Gesamt-Länge ♂: 1,93; ♀: 2,25—2,39. Caput-Index ♂: 1,48; ♀: 1,41—1,42.

Beborstung

1. Anzahl der Gula-Setae ♂: 12; ♀: 10—11. 2. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Pronotum ♂: 11; ♀: 7—9. 3. a) Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Metanotum ♂: 11; ♀: 17—19. 3 b. Anzahl der Setae des metanotalen Borstenfeldes ♂: 6; ♀: 7—8. 4. Anzahl der Setae der Metasternalplatte ♂: 13; ♀: 9—10. 5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III ♂: 33—35; ♀: 35—39. 6. Abdominale Beborstung. a) Anzahl der tergalen

Setae Tergit I ♂: 20; ♀: 28—30. II ♂: 19; ♀: 10. III ♂: 18; ♀: 8—9. IV ♂: 27; ♀: 8—10. V ♂: 27; ♀: 11. VI ♂: 27; ♀: 12—13. VII ♂: 21; ♀: 12—15. VIII ♂: 18; ♀: 8—13. b) Anzahl der sternalen Setae, Sternit III ♂: 43; ♀: 37—50. IV ♂: 59; ♀: 61—74. V ♂: 77; ♀: 99—100. VI ♂: 82; ♀: 103. VII ♂: 64; ♀: 71—73. VIII + IX ♂: 81; ♀: 44—50. c) Anzahl der pleuralen Setae, Pleurit III ♂: 9—12; ♀: 13—16. IV ♂: 11—12; ♀: 17—22. V ♂: 17—19; ♀: 29—34. VI ♂: 16; ♀: 37—40. VII ♂: 14—17; ♀: 21—30. VIII ♂: 9—10; ♀: 10—15.

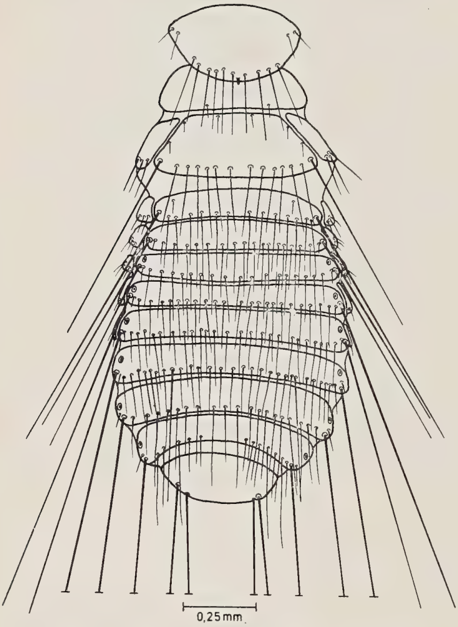


Abb. 5. *Myrsidea c. cecilae* n. sp. et ssp. ♂ dorsal.

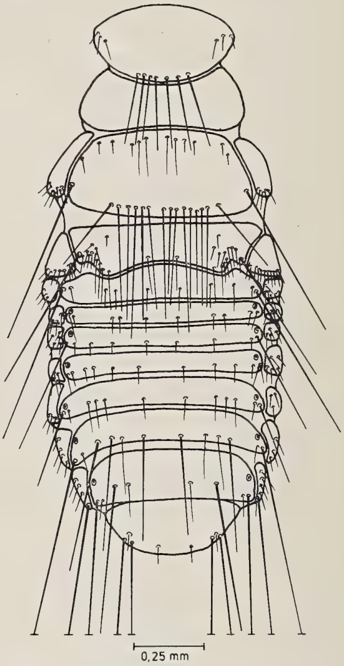


Abb. 6. *Myrsidea cecilae insularis* n. sp. ♀ dorsal.

3.1. *Myrsidea s. schizotergum* **n. sp.** et **n. ssp.**

Wirt: *Corvus orru cecilae* Mathews, 1912

Material: 4 ♂ und 7 ♀, Townsville, Queensland, Australia, 8. ii. 1966, I. Rowley, CSIRO. Holotypus ♀ im Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Myrsidea s. schizotergum (Abb. 7) ist charakterisiert durch die Form und Beborstung des Metanotums und der ersten drei Abdominaltergite (♀). Das stark beborstete Metanotum ist median caudad ausgebuchtet. Das Abdominaltergit I ist völlig reduziert, die Tergite II und III sind in je zwei laterale Platten geteilt („schizotergum"). Zwischen den beiden lateralen Platten des zweiten Tergits befindet sich eine gebogene Platte, die offensichtlich als

Restteil eines oder aller drei ersten Tergite anzusehen ist (Abb. 8). Die Stachelhügel des Abdominalsternits II der ♀ sind im Gegensatz zu denen der ♂ nur schwach ausgebildet. Das Sklerit des männlichen Genitale entspricht dem „grandiceps-Typus" (Klockenhoff 1969). Weitere Angaben sind in den nachfolgenden Tabellen zusammengestellt.

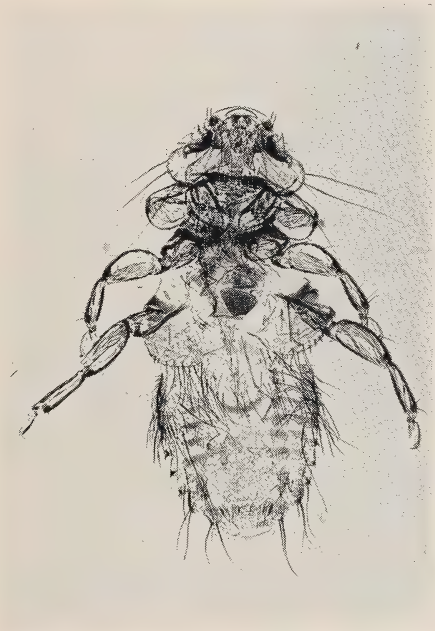


Abb. 7. *Myrsidea s. schizotergum* n. sp. et ssp. ♀ Holotypus.

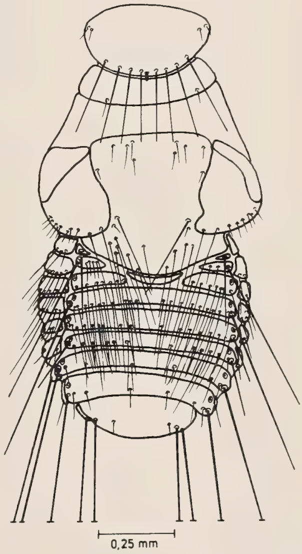


Abb. 8. *Myrsidea schizotergum arafura* n. ssp. ♀ dorsal.

Tabelle 3: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea s. schizotergum*

♂ N = 4 ♀ N = 7	$\bar{x}$ ♂	 ♀	s ♂	 ♀	VB ♂	 ♀
Caput-Länge	0,32	0,35	0,014	0,006	0,31—0,34	0,34—0,36
Caput-Breite	0,49	0,56	0,009	0,009	0,48—0,50	0,55—0,57
Prothorax-Länge	0,17	0,21	0,012	0,009	0,16—0,19	0,20—0,23
Prothorax-Breite	0,30	0,38	0,012	0,007	0,29—0,30	0,37—0,39
Pterothorax-Länge	0,27	0,72	0,036	0,036	0,24—0,32	0,69—0,80
Pterothorax-Breite	0,42	0,75	0,008	0,039	0,41—0,43	0,68—0,79
Abdomen-Länge	0,63	0,66	0,041	0,036	0,58—0,68	0,61—0,72
Abdomen-Breite	0,50	0,64	0,009	0,032	0,49—0,51	0,61—0,70
Gesamt-Länge	1,33	1,65	0,061	0,072	1,27—1,39	1,61—1,81
Caput-Index	1,52	1,58	0,049	0,016	1,47—1,58	1,57—1,61

Beborstung

1. Anzahl der Gula-Setae

♂: $\bar{x}$ = 11,75 s = 1,707 VB = 10—14 N = 4
♀: $\bar{x}$ = 10,43 s = 0,975 VB = 9—12 N = 7

2. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Pronotum

♂: $\bar{x}$ = 8,00 s = 0,816 VB = 7— 9 N = 4
♀: $\bar{x}$ = 9,86 s = 0,377 VB = 9—10 N = 7

3. a) Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Metanotum

♂: $\bar{x}$ = 11,50 s = 1,941 VB = 10—14 N = 4

b) Anzahl der Setae auf dem Metanotum

♀: $\bar{x}$ = 75,28 s = 13,585 VB = 53—94 N = 7

4. Anzahl der Setae der Metasternalplatte

♂: $\bar{x}$ = 10,75 s = 1,500 VB = 9—12 N = 4
♀: $\bar{x}$ = 7,57 s = 1,397 VB = 6—10 N = 7

5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III

♂: $\bar{x}$ = 20,00 s = 2,236 VB = 18—24 N = 7
♀: $\bar{x}$ = 21,46 s = 2,470 VB = 17—25 N = 13

6. Beborstung des Abdomens (s. Tabelle 4 a—c)

Tabelle 4: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea s. schizotergum*

Tabelle 4 a: Anzahl der tergalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Tergit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	4	7	21,25	0,00	1,258	0,000	20—23	0
II	3	7	22,00	13,13	1,000	1,951	21—23	12—16
III	4	7	24,00	16,71	1,154	1,235	23—25	15—18
IV	4	7	22,75	14,28	1,500	1,889	22—25	12—18
V	4	6	22,75	11,00	0,975	2,607	22—23	7—14
VI	4	7	21,25	8,00	1,707	1,290	19—23	7—10
VII	4	7	19,50	8,00	2,380	0,000	18—23	(8)
VIII	4	7	14,75	8,00	1,707	0,000	13—17	(8)

Tabelle 4 b: Anzahl der sternalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Sternit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	4	6	23,00	12,83	2,581	1,602	20—26	10—14
IV	3	7	39,00	31,14	4,041	3,848	36—44	27—37
V	3	7	47,00	38,14	6,000	3,933	41—53	30—42
VI	4	7	46,50	36,85	6,027	4,140	38—52	29—42
VII	4	7	38,50	25,57	5,972	2,760	30—44	23—30
VIII+IX	4	7	28,25	28,28	3,201	3,352	26—33	25—35

Tabelle 4c: Anzahl der pleuralen Setae

Pleurit	N ♂	N ♀	x̄ ♂	x̄ ♀	s ♂	s ♀	VB ♂	VB ♀
III	5	11	7,00	22,91	1,732	6,155	6—10	14—35
IV	4	11	8,00	17,73	3,366	2,969	6—13	12—20
V	5	13	6,80	13,54	1,788	2,503	6—10	10—18
VI	7	13	6,71	12,00	1,496	2,483	6—10	8—14
VII	7	14	5,57	9,07	0,534	1,268	5— 6	7—11
VIII	8	13	4,00	3,76	0,534	0,725	3— 5	3— 5

3.2. *Myrsidea schizotergum arafura* **n. ssp.**

Wirt: *Corvus orru cecilae* Mathews, 1912

Material: 3 ♂ und 2 ♀, Smith Point, Port Essington, N. T. Australia, 3. viii. 1965, J. H. Calaby. Holotypus ♀ im Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Diese Unterart stimmt in allen wesentlichen Merkmalen mit der Nominatform weitgehend überein. Sie unterscheidet sich jedoch von ihr vor allem durch eine signifikant (P = 0,1—2 %) schwächere Beborstung des Metanotum der ♀ (Abb. 8). Andere gesicherte Unterschiede finden sich bei den Körpermaßen (♀) und der thorakalen und abdominalen Beborstung (♂ und ♀). Weitere Merkmale sind in den nachstehenden Tabellen zusammengefaßt.

Tabelle 5: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea schizotergum arafura*

♂ N = 4 ♀ N = 2	x̄ ♂	x̄ ♀	s ♂	s ♀	VB ♂	VB ♀
Caput-Länge	0,31	0,32	0,010	0,021	0,30—0,32	0,30—0,33
Caput-Breite	0,50	0,53	0,005	0,028	0,49—0,50	0,51—0,55
Prothorax-Länge	0,18	0,20	0,008	0,014	0,17—0,19	0,19—0,21
Prothorax-Breite	0,33	0,365	0,005	0,007	0,32—0,33	0,36—0,37
Pterothorax-Länge	0,28	0,65	0,016	0,042	0,26—0,30	0,62—0,68
Pterothorax-Breite	0,43	0,64	0,012	0,014	0,41—0,44	0,63—0,65
Abdomen-Länge	0,67	0,615	0,042	0,007	0,62—0,72	0,61—0,62
Abdomen-Breite	0,51	0,61	0,005	0,035	0,50—0,51	0,58—0,63
Gesamt-Länge	1,40	1,55	0,067	0,021	1,35—1,49	1,54—1,57
Caput-Index	1,57	1,68	0,066	0,021	1,53—1,67	1,67—1,70

Beborstung

1. Anzahl der Gula-Setae

♂: x̄ = 9,50 s = 1,000 VB = 8—10 N = 4
♀: x̄ = 11,50 s = 2,121 VB = 10—13 N = 2

2. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Pronotum

♂: x̄ = 8,25 s = 0,957 VB = 7— 9 N = 4
♀: x̄ = 7,00 s = 1,414 VB = 6— 8 N = 2

3. a) Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Metanotum
♂: $\bar{x}$ = 7,75 s = 0,500 VB = 7— 8 N = 4

b) Anzahl der Setae auf dem Metanotum
♀: $\bar{x}$ = 42,50 s = 4,949 VB = 39—46 N = 2

4. Anzahl der Setae der Metasternalplatte
♂: $\bar{x}$ = 9,00 s = 1,151 VB = 8—10 N = 4
♀: $\bar{x}$ = 9,00 s = 1,414 VB = 8—10 N = 2

5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III
♂: $\bar{x}$ = 20,42 s = 2,572 VB = 17—25 N = 7
♀: $\bar{x}$ = 20,66 s = 3,055 VB = 18—24 N = 3

6. Beborstung des Abdomens (s. Tabelle 6 a—c)

Tabelle 6: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea schizotergum arafura*

Tabelle 6 a: Anzahl der tergalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Tergit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	4	2	18,25	1,00	1,500	1,414	17—20	0—2
II	4	2	18,25	8,00	1,707	0,000	18—20	(8)
III	4	2	19,75	19,00	1,258	0,000	18—21	(19)
IV	4	2	19,00	21,00	0,000	0,000	(19)	(21)
V	4	2	19,50	18,00	1,290	2,828	18—21	16—21
VI	4	2	18,00	14,00	1,632	1,414	16—20	13—15
VII	4	2	16,25	9,50	0,957	2,121	15—17	8—11
VIII	4	2	11,50	8,00	1,290	0,000	10—13	(8)

Tabelle 6 b: Anzahl der sternalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Sternit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	4	2	20,00	14,00	0,816	1,414	19—21	13—15
IV	4	2	29,50	32,50	4,654	3,535	28—36	30—35
V	4	2	39,25	43,00	3,774	0,000	36—43	(43)
VI	4	2	41,75	42,50	3,304	4,949	38—45	39—46
VII	4	2	32,75	34,00	2,362	7,071	31—36	29—39
VIII+IX	4	2	25,50	31,50	1,290	2,121	24—27	30—33

Tabelle 6 c: Anzahl der pleuralen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Pleurit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	7	3	6,57	18,66	0,786	2,516	5—7	16—21
IV	8	4	6,25	14,75	0,707	0,957	5—7	14—17
V	8	4	6,00	13,25	0,755	1,258	5—7	12—15
VI	8	4	5,62	13,00	0,916	2,943	4—7	10—16
VII	8	4	5,12	11,00	0,834	0,816	4—7	10—12
VIII	8	4	3,37	4,75	0,744	0,500	3—5	4— 5

4. *Myrsidea novabritannica* n. sp.

Wirt: *Corvus orru insularis* Heinroth, 1903

Material: 3 ♂ und 3 ♀, Taliliqap, New Britain, 22. Oct. 1962, H. Clissold, colr. BBM-NG 20 675. 1 ♂ und 1 ♀, Gaulim, New Britain, 27. Oct. 1962, H. Clissold, colr. BBM-NG 20 691. Holotypus ♀ BBM-NG 20 675 A im Brit. Mus. Nat. Hist., London.

Myrsidea novabritannica (Abb. 9) ist vor allem charakterisiert durch die Form und Beborstung des Metanotums, der ersten Abdominaltergite und des zweiten Abdominalsternits (♀). Der unbeborstete Hinterrand des Metanotum ist ausgebuchtet; auf seinem vorderen Teil trägt das Notum zwei Felder kurzer Borsten. Das erste Abdominaltergit ist stark reduziert und trägt in der Regel nur zwei kurze laterale Borsten, auch das zweite Tergit ist nur spärlich beborstet. Die Pleuren sind mächtig entwickelt und tragen auffallend lange Setae (Abb. 10). Die Stachelhügel des zweiten Abdominalsternits sind nicht ausgebildet (♀). Das Sklerit des männlichen Genitale entspricht dem „grandiceps-Typus" (Klockenhoff 1969). Weitere Angaben sind in den nachstehenden Tabellen zusammengefaßt.

Tabelle 7: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea novabritannica*

♂ N = 3	$\bar{x}$		s		VB	
♀ N = 4	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,316	0,338	0,005	0,005	0,31—0,32	0,33—0,34
Caput-Breite	0,49	0,54	0,010	0,008	0,48—0,50	0,53—0,55
Prothorax-Länge	0,19	0,22	0,020	0,015	0,17—0,21	0,21—0,24
Prothorax-Breite	0,306	0,36	0,005	0,009	0,30—0,31	0,35—0,37
Pterothorax-Länge	0,28	0,39	0,010	0,015	0,27—0,29	0,37—0,40
Pterothorax-Breite	0,416	0,57	0,005	0,020	0,41—0,42	0,55—0,59
Abdomen-Länge	0,62	0,73	0,015	0,009	0,60—0,63	0,72—0,74
Abdomen-Breite	0,49	0,73	0,010	0,015	0,48—0,50	0,71—0,74
Gesamt-Länge	1,35	1,57	0,055	0,026	1,29—1,39	1,55—1,61
Caput-Index	1,55	1,60	0,041	0,042	1,50—1,58	1,56—1,66

Beborstung

1. Anzahl der Gula-Setae

♂: $\bar{x}$ = 9,33 s = 0,577 VB = 9—10 N = 3
♀: $\bar{x}$ = 9,75 s = 0,957 VB = 9—11 N = 4

2. Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Pronotum

♂: $\bar{x}$ = 8,00 s = 0,000 VB = (8) N = 3
♀: $\bar{x}$ = 8,00 s = 0,000 VB = (8) N = 4

3. a) Anzahl der langen Setae am posterioren Rand des Metanotum

♂: $\bar{x}$ = 9,00 s = 1,000 VB = 8—10 N = 3

b) Anzahl der Setae des metanotalen Borstenfeldes

♀: $\bar{x}$ = 28,50 s = 5,802 VB = 23—34 N = 4

4. Anzahl der Setae der Metasternalplatte

♂: $\bar{x}$ = 10,00 s = 1,000 VB = 9—11 N = 3
♀: $\bar{x}$ = 8,75 s = 0,500 VB = 8— 9 N = 4

5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III

♂: $\bar{x}$ = 17,33 s = 1,632 VB = 15—19 N = 6
♀: $\bar{x}$ = 17,57 s = 1,511 VB = 15—20 N = 7

6. Beborstung des Abdomens (s. Tabelle 8 a—c)

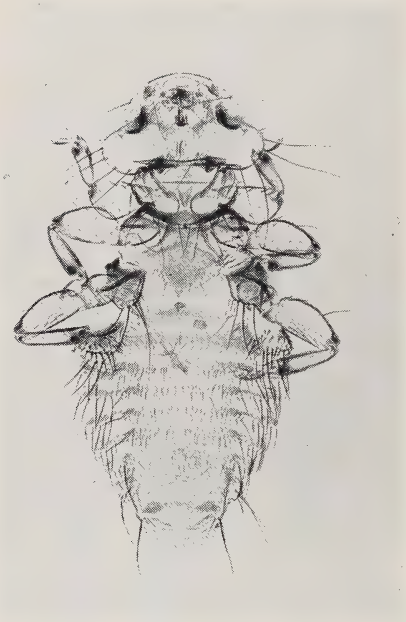


Abb. 9. *Myrsidea novabritannica* n. sp. ♀ Holotypus.

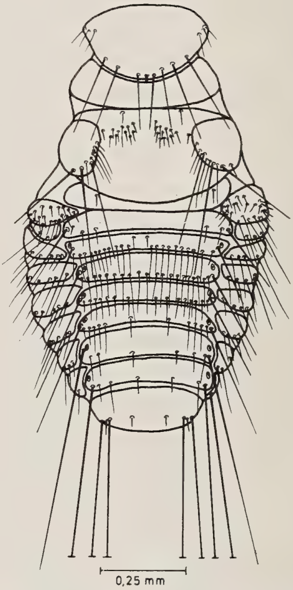


Abb. 10. *Myrsidea novabritannica* n. sp. ♀ dorsal.

Tabelle 8: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea novabritannica*
Tabelle 8 a: Anzahl der tergalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Tergit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	3	4	20,33	2,75	1,154	0,957	19—21	2— 4
II	3	4	16,67	7,75	2,081	1,892	15—19	5— 9
III	3	4	18,33	25,25	2,886	1,258	15—20	24—27
IV	3	4	18,00	24,00	3,000	2,160	15—21	22—27
V	3	4	19,67	17,75	3,785	1,258	17—24	16—19
VI	3	4	16,33	13,25	2,309	1,258	15—19	12—15
VII	3	4	14,33	8,25	2,516	0,500	12—17	8— 9
VIII	3	4	8,00	8,00	1,732	0,000	7—10	(8)

Tabelle 8b: Anzahl der sternalen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Sternit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	3	4	26,00	41,75	3,464	4,031	24—30	36—45
IV	3	4	36,67	59,25	2,887	2,753	35—40	56—62
V	3	4	38,00	64,75	4,359	3,862	35—43	59—67
VI	3	4	39,33	62,75	5,131	3,862	35—45	59—68
VII	3	4	31,33	37,25	0,577	1,258	31—32	36—39
VIII+IX	3	4	23,67	29,50	0,577	0,577	23—24	29—30

Tabelle 8c: Anzahl der pleuralen Setae

	N		$\bar{x}$		s		VB	
Pleurit	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	6	8	4,00	5,38	0,000	0,517	(4)	5—6
IV	6	8	4,67	5,25	0,516	0,707	4—5	5—7
V	6	8	4,17	5,13	0,753	0,353	3—5	5—6
VI	6	8	4,00	4,87	0,894	0,353	3—5	4—5
VII	6	8	3,17	2,88	0,752	0,353	2—4	2—3
VIII	6	8	2,83	2,75	0,408	0,462	2—3	2—3

5. Die *Myrsidea*-Taxa verteilen sich auf *Corvus orru* folgendermaßen:

Corvus o. orru	*Myrsidea robsoni*
Corvus o. insularis	a) *Myrsidea novabritannica* b) *Myrsidea cecilae insularis*
Corvus o. cecilae	a) *Myrsidea cecilae* b) *Myrsidea s. schizotergum* c) *Myrsidea schizotergum arafura*

Zusammenfassung

Untersucht wurden Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915, die auf drei Unterarten der Salvadorikrähe *Corvus orru* vorkommen. Neben der bekannten Art *Myrsidea robsoni* (Cummings, 1914) wurden fünf Taxa neu beschrieben: *Myrsidea c. cecilae* n. sp. et n. ssp., *M. cecilae insularis* n. ssp., *M. s. schizotergum* n. sp. et n. ssp., *M. schizotergum arafura* n. ssp. und *M. novabritannica* n. sp.

Summary

Mallophaga of the genus *Myrsidea* Waterston, 1915, from three subspecies of *Corvus orru* were examined. In addition to the known species *Myrsidea robsoni* (Cummings, 1914) five new species and subspecies are described: *Myrsidea c. cecilae* n. sp. et ssp., *M. cecilae insularis* n. ssp., *M. s. schizotergum* n. sp. et ssp., *M. schizotergum arafura* n. ssp., and *M. novabritannica* n. sp.

Literatur

Clay, T. (1965): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston II (Menoponidae : Mallophaga). Proc. R. ent. Soc. London 34: 117—122.

— (1966): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston I (Menoponidae : Mallophaga) Bull. Brit. Mus. (Nat Hist.) Ent. 17: 329—395.

— (1968): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston II (Menoponidae : Mallophaga) Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 21: 204—244.

— (1970): A new species of *Myrsidea* (Mallophaga : Insecta) The Western Australian Naturalist 11 (6): 135—137.

Cummings, B. F. (1914): Descriptions of five new species of Anoplura and Mallophaga. Bull. Ent. Res. 5: 155—177.

Hopkins, G. H. E., and T. Clay (1952): A checklist of the genera and species of Mallophaga. London.

Klockenhoff, H. (1969): Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; Menoponidae : Mallophaga) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler, 1827. Zool. Anz. 183: 279—442.

— (1971 a): Zur Taxonomie der auf der Sundakrähe *Corvus enca* lebenden Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 (Mallophaga). Bonn. zool. Beitr. 22: 131—145.

— (1971 b): *Myrsidea australiensis* n. sp. eine neue Mallophagenart von *Corvus coronoides* und *bennetti*. Bonn. zool. Beitr. 22: 297—304.

Mayr, E., and J. G. Greenway (1962): Checklist of Birds of the World. Vol. XV. Cambridge (Mass.).

Tandan, B. K., and Clay, T. (1971): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston VI (Phthiraptera, Amblycera : Menoponidae). Trans. R. ent. Soc. Lond. 123 (2): 209—246.

Anschrift des Verfassers: Dr. Heinrich Klockenhoff, 53 Bonn, Adenauerallee 150 bis 164.

Zur Verbreitung und Ökologie des Süßwasser-Strandflohs *Orchestia cavimana* Heller, 1865 (Crustacea: Amphipoda: Talitridae)[1]

Von

RAGNAR KINZELBACH, Mainz

Einführung

Die überwiegende Mehrzahl der Flohkrebse aus der Familie der Talitridae bewohnt Meeresstrände. Einige Arten besiedeln auch Ufer brackiger Gewässer, doch nur ganz wenigen ist es gelungen, zu den Uferbereichen von Süßwässern und damit weit ins Binnenland vorzudringen. Zu diesen gehört *Orchestia cavimana* Heller, 1865. Diese vermutlich ostmediterran-pontische Art (s. u.) hat sich in historischer Zeit nach Westen ausgebreitet. Den Niederrhein hat sie seit Ende des vorigen Jahrhunderts besiedelt, in den Oberrhein ist sie erst in den letzten Jahrzehnten eingedrungen. Es soll nachfolgend versucht werden, diese Besiedlungsgeschichte zu rekonstruieren und erste Daten zur Ökologie der Art im Oberrheingebiet festzuhalten.

Morphologie und Artbestimmung

Die zur Bestimmung notwendigen morphologischen Daten haben Chevreux & Fage (1925), Cărănșu et al. (1955) und Hoffmann (1963) ausführlich dargestellt. Abb. 1 zeigt ein Männchen vom Oberrhein und Abb. 2 die Variationsbreite der 2. Chelipeden bei einer oberrheinischen Population. Nach ersten Vergleichen gibt es subspezifische morphologische Unterschiede zwischen Stücken aus Ost- und Westeuropa, z. B. in den Proportionen der Antennen und in Form und Größe der Komplexaugen. Es ist noch offen, ob sie umweltbedingt sind (z. B. Cl^--Gehalt des Wassers) oder ob es sich um eine geographische Variabilität handelt.

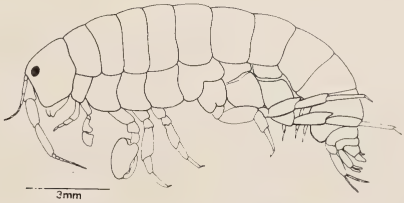


Abb. 1. *Orchestia cavimana*, ♂ von Germersheim vom 17. VII. 1971.

---

[1] 6. Beitrag zur Kenntnis der Fauna des Oberrheins. — Beitrag Nr. 5: Natur und Museum 102: 197—206 (1972).

In der Benennung folgen die meisten Autoren den Überlegungen Schellenbergs (1940) und nennen die Art *O. cavimana* Heller, 1865. Im angelsächsischen Schrifttum wird noch immer der Name *O. bottae* Milne Edwards, 1840 gebraucht, nachdem Chevreux (1895) und Stebbing (1906) *O. cavimana* als Synonym zu *O. bottae* gestellt haben. Es handelt sich jedoch, wie Schellenberg überzeugend dartut, um zwei verschiedene Arten, deren eine das Mittelmeer bewohnt, während die andere im Roten Meer und an der afrikanischen Ostküste auftritt. Diese Deutung wird durch die Zusammenstellung der bekannten Fundplätze von *O. cavimana* gestützt (s. u.), aus der sich eine ostmediterran-pontische Herkunft der Art ergibt. *O. bottae* hielt Schellenberg für artgleich mit *Talorchestia martensi* Weber; diese Synonymisierung ist nicht gesichert, da schon Chevreux (1895) die Unauffindbarkeit desTypusexemplars feststellen mußte. *O. bottae* ist also derzeit ein undeutbarer Name.

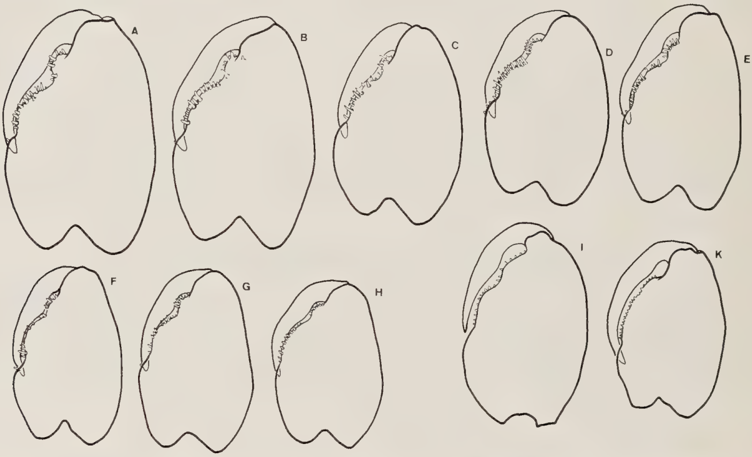


Abb. 2. *Orchestia cavimana*, Variabilität des 2. Chelipeds der ♂ von Germersheim (13.—14. VI. 1968). A—B letztes, C—H vorletztes Häutungsstadium. — I nach Urbański (1948), K nach Vecchi (1929).

Innerhalb des mittelmeerischen Verbreitungsgebietes von *O. cavimana* tritt eine Abgrenzungsschwierigkeit zu *O. ghigii* Vecchi, 1929, auf. Diese Art wurde von Karpathos beschrieben und wurde mittlerweile u. a. von Banyuls und Tripolitanien gemeldet (s. u.). Neues Material von Karpathos[2], sowohl vom locus typicus (Süßwasserlauf in der Gemarkung Milí bei Pighadia) als auch aus Brack- und Seewasser legt nahe, daß *O. ghigii* nur eine lokale Variante von *O. cavimana* ist. Abschließend ist darüber aber nur nach Prüfung von Exemplaren der weiteren von *O. ghigii* bekanntgewordenen Fundplätze zu entscheiden.

---

2) Das neue Material aus Griechenland befindet sich im Zoologischen Museum der Universität von Amsterdam. Herrn Dr. S. Pinkster sei für die Bestimmungshilfe herzlich gedankt. — Kleine Variationen an den Stücken von Rhodos und an einigen der Karpathos-Individuen werden noch näher zu untersuchen sein.

Vorläufig ergibt sich somit folgende Synonymie:

O. cavimana Heller, 1865, Verh. zool. bot. Ges. Wien 15: 979—984.

O. bottae Chevreux, 1895, Rev. biol. Nord France 7: 156 fig. 1—4, 158. (non Milne Edwards, 1840).

O. bottae feminaeformis Czerniavski, 1968, Syezda Russ. Est., Syezda 1 Zool.: 117, pl. 8: 28, 30—32.

O. ghigii Vecchi, 1929, Arch. Zool. Ital. 13: 249—257.

Verbreitung

Die Gesamtverbreitung von *O. cavimana* ist Abb. 3 zu entnehmen. Ein Vergleich mit den klimatischen Verhältnissen ergibt, daß die Art nur in Gebieten siedelt, in denen die durchschnittliche Frostdauer weniger als 3 Monate beträgt (Diercke, 1957). Diese Linie stimmt weitgehend mit der 0° C-Februarisotherme überein (Steinhauser, 1970). Einzelne Vorkommen jenseits der Iso-Linien an der unteren Donau und am Asowschen Meer sind durch günstige lokale Mikroklimate möglich.

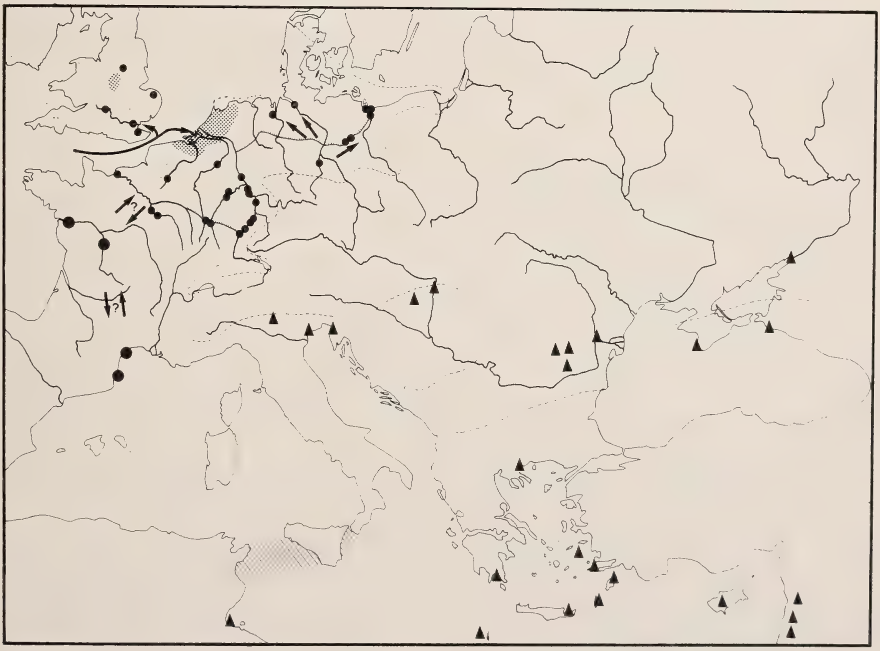


Abb. 3. Die Gesamtverbreitung von *Orchestia cavimana*. Mit ▲ sind die Fundorte im pontisch-ostmediterranen Gebiet gekennzeichnet, mit ● die Funde in Frankreich südlich der Seine, mit • die Funde in Mittel- und Nordwesteuropa. Die gestrichelte Linie gibt die Grenze der winterlichen Frostdauer von drei Monaten an.

a) Vorkommen im pontischen und ostmediterranen Bereich

Zweifellos liegt hier der Verbreitungsschwerpunkt und das Herkunftsgebiet der Art. Schon Urbański (1948) hatte im Anschluß an Giltay eine Herkunft aus dem pontischen Gebiet vermutet. Die hier vorgelegte Zusammenstellung der bekannten Fundorte unterstützt diese Annahme. Denn:

1. Alle intensiveren Stichproben ergaben eine durchgehende Besiedlung des Gebietes, soweit die ökologischen Gegebenheiten vorhanden sind (vgl. Rumänien, Griechenland);
2. Die Besiedlung von Inseln und höheren Lagen (vgl. Cypern) setzt lange Besiedlungszeit voraus, da die Tiere aktiv keine längeren Strecken im Seewasser zurücklegen können und da ein Flußaufwärtswandern gegen stärkeres Gefälle nur außerordentlich langsam vor sich geht (s. u.);
3. Es ist wahrscheinlich, daß die Anpassung an das Süßwasserleben sich bei der Aussüßung des Pannonischen und Dacischen Beckens in größerem Maße vollzog bzw. daß die heute zu beobachtende Euryhalinität eine Anpassung an die schwankenden Salzkonzentrationen im pontischen Bereich ist.

Alle diese Gegebenheiten treffen für das nordwesteuropäische Siedlungsgebiet nicht zu. Rückwärtsprolongation der dort mit Sicherheit festgestellten Ausbreitungsbewegungen lassen nur den Schluß einer sekundären Besiedlung dieses Bereichs zu.

Fundorte:

1. Schwarzes Meer, Brandt (1868)
2. Schwarzes und Asowsches Meer, Czerniavski (1868); Mündung des Don und Abrau-See, Urbański (1948)
3. Strände bei Sewastopol, Ivlev & Sushchenya (1961)
4. Fundorte im Dazischen Becken, Cărănşu, Dobreanu & Manolache (1955)
5. Balaton (Ungarn), Abonyi (1928)
6. Vier Fundorte bei Budapest, Dudich (1926)
7. Seen von Homs und Tiberias, Tell-el-Kadi in Syrien und weitere Fundorte in Palästina, Chevreux (1895)
8. Olympos, Cypern, 1250 m, Heller (1865)
9. Rhodos, Strand W der Stadt Rhodos, 29. III. 1967, leg. H. Schmalfuß, det. S. Pinkster
10. Kos, 4 km E der Stadt, Strand, 24. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
11. Karpathos: Bach in Gemarkung Milí bei Pighadia, 7. IX. 1963, leg. R. Kinzelbach, 9. IX. 1963, leg. O. v. Helversen, 17. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach (vgl. *O. ghihii* bei Vecchi 1929); Strand der Bucht von Pighadia, 5. IV. 1967, leg. H. Schmalfuß; Felsstrand bei Pighadia (z. T. Spritzwassertümpel), IV. 1963, leg. R. Kinzelbach, 4. IV. 1967, leg. H. Schmalfuß; Strand bei Kastellon (Makri Jalo), 21. IV. 1964, leg. O. v. Helversen, 20. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach; Lagune von Tristomon (brackig), 17. IV. 1964, leg. O. v. Helversen. Alle det. R. Kinzelbach und S. Pinkster

12. Strand S Aghios Nikolaos, Kreta, 3. IV. 1966, leg. C. P. Herrn, det. S. Pinkster
13. Patmos, Strand, 3. V. 1965, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
14. 10 km E Githion (Peloponnes), 40 m oberhalb Einmündung von Bach in Brackwasserlagune, 10. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
15. Strand E Asprowalta (Makedonia), 18. III. 1963 und 19.—22. IX. 1967, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
16. Tripolitanien (sub. *O. ghigii*), Ruffo (1949)
17. Gabès (Tunesien), Chevreux & Fage (1925)
18. Triest, Abonyi (1928)
19. Venedig, Vecchi (1929)
20. Lago di Garda, Chevreux & Fage (1925)

b) Vorkommen im westmediterranen Bereich

Aus diesem Gebiet, obwohl faunistisch ungleich besser untersucht als das östliche Mittelmeer, liegen nur wenige Funde von *O. cavimana* und auch nur aus jüngerer Zeit vor. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Art hier nicht autochthon ist, sondern eingeschleppt wurde. Dies kann entweder durch Schiffsfrachten aus dem östlichen Mittelmeer erfolgt sein, oder die Art ist von Norden her über das Kanalnetz eingewandert (s. u.).

Fundorte:

1. Cap d'Adge, leg. J. P. Quignard (Graf 1969)
2. Banyuls, Meeresstrand, Charniaux-Legrand (1951); Banyuls (sub. *O. ghigii*), Mateus & de Oliveira Mateus (1958)

c) Vorkommen in Loire und Vienne

Die Fundorte an diesen beiden Flüssen liegen ewas isoliert. Sehr wahrscheinlich stehen diese Vorkommen mit dem des Seine-Gebietes in Verbindung, und vielleicht leiten sich von ihnen die neuentdeckten Fundplätze in Südfrankreich (s. o.) ab. Das verzweigte französische Kanalnetz erlaubt ungehinderte Ausbreitung über nahezu das gesamte Land. Eine Rekonstruktion der Ausbreitungsrichtung ist wohl nicht mehr möglich, doch könnten neue Funde einen Zusammenhang des ganzen westeuropäischen sekundären Verbreitungsgebietes erkennen lassen.

Fundorte:

1. Chinon, au bord de la Vienne, Chevreux & Fage (1925) [fälschlich: Lac de Chinon, Vecchi 1927]
2. Nantes, Lamoricières bei Nantes, Chevreux & Fage (1925)

d) Vorkommen im Rhein und in den mit ihm zusammenhängenden Flußsystemen

Die derzeitige Verbreitung im Rhein und in den mit diesem durch Kanäle verbundenen Flüssen zeigt Abb. 4. Aus ihr kann der Ausbreitungsweg der Art rekonstruiert werden (Abb. 5). Dazu werden drei Voraussetzungen gemacht:

1. *O. cavimana* breitet sich stromauf wesentlich langsamer aus als stromabwärts (dies ergibt sich aus Beobachtungen am Rhein und an der Sauer, s. u.).
2. Die Entdeckungsdaten der Vorkommen differieren nicht zu sehr von den Daten der wirklichen Ansiedlung. Diese Prämisse enthält zwar Fehlerquellen, doch ist die Art auffallend genug, in der faunistisch gut erforschten Region nicht längere Zeit übersehen zu werden.
3. Die Daten spiegeln nicht nur die Entdeckungsgeschichte wider, sondern es hat eine reale Ausbreitung stattgefunden. Diese ließ sich direkt am Rhein zwischen Straßburg und Bonn beobachten, weiterhin in Nordholland und in England.

Bei Richtigkeit dieser Voraussetzungen würde sich der Ausbreitungsweg der Art wie folgt ergeben: Nach Einschleppung[3]) am Niederrhein, 1878,

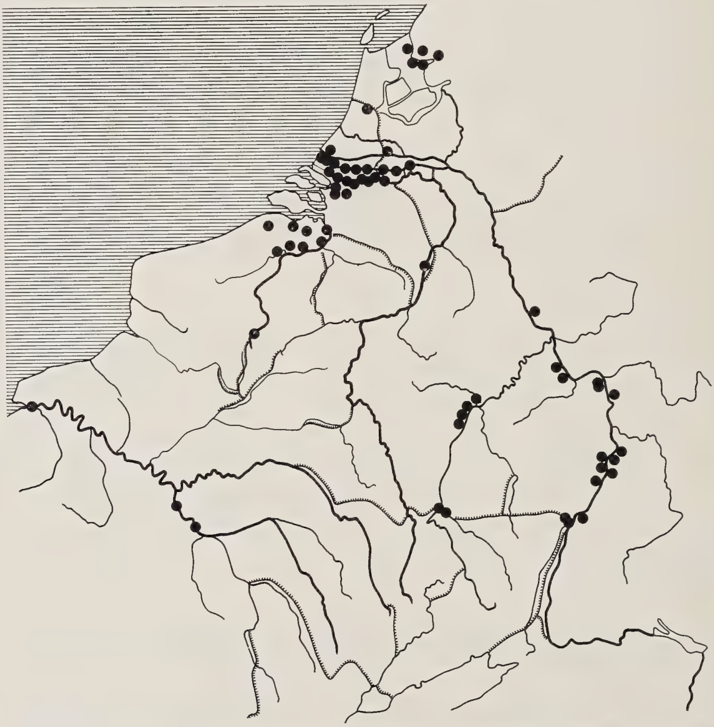


Abb. 4. Die Verbreitung von *Orchestia cavimana* zwischen Rhein und Seine. Vgl. Fundorte im Text. Die Fundorte in den Niederlanden sind unvollständig wiedergegeben. Nach L. B. Holthuis (in litt.) sind Nachweise auch von Den Haag, Leiden und Umgebung, Amsterdam, Texel und Wieringen bekannt.

---

[3]) Auf welche Weise die Einschleppungen jeweils erfolgten, ist unbekannt. Neben Verfrachtung durch Schiffahrtsgüter kommt Verschleppung durch Wasservögel in Frage.

hat sie sich zunächst über das Rhein-Maas-Schelde-Delta verbreitet, wo sie heute überall und in großer Zahl vorkommt (vgl. Karte in Den Hartog, 1963). Eine Verbreitung stromaufwärts gelang ihr aber nur in der langsam fließenden Schelde (1906 bei Cambrai). Von hier gelangte sie über Kanäle in die untere Maas (1950 bei Maastricht) und in die Seine (seit 1913 im Bereich von Paris). Eine Verbreitung Seine-abwärts zeigt der Fund in der Seinemündung 1959. Von der Seine gelangte die Art in die langsam fließende Marne und in den Rhein-Marne-Kanal (bei Nancy seit 1913); sie könnte weiterhin von der Seine über zahlreiche Kanalverbindungen zur Loire gelangt sein (s. o.). Vom Rhein-Marne-Kanal wurden Mosel und Oberrhein besiedelt, wobei sich die Verbreitung flußabwärts entsprechend den verschiedenen ökologischen Gegebenheiten (s. u.) sehr verschieden schnell vollzog. Vom Rheindelta aus breitete sich die Art in den 1950er Jahren noch nach Friesland aus, ein Vorkommen, das vielleicht mit dem an der Unterweser zusammenhängt (s. u.).

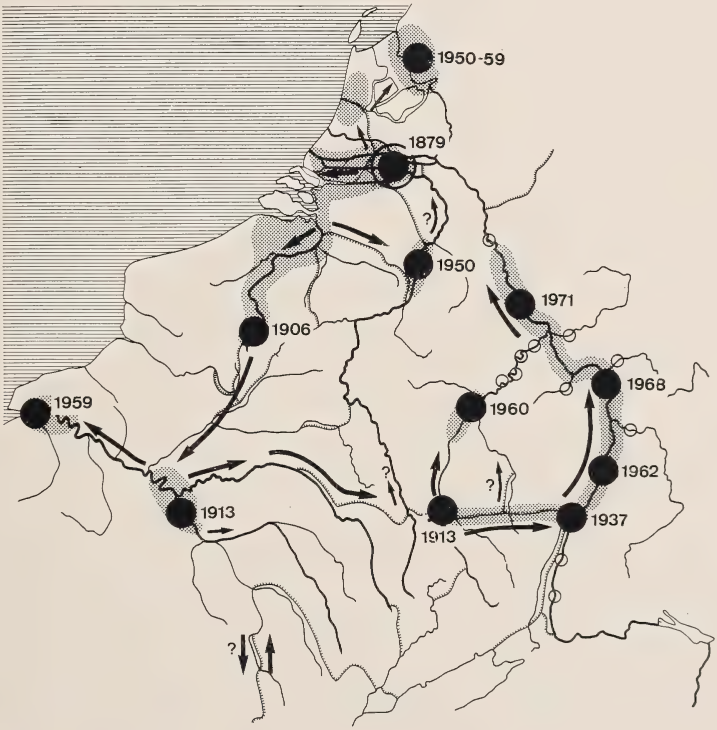


Abb. 5. Die vermutlichen Ausbreitungswege von *Orchestia cavimana* zwischen Rhein und Seine. Die bei Tiel am Niederrhein angegebene Jahreszahl muß 1878 heißen. Veröffentlicht wurde der Fund durch Hoek (1879).

Denkbar ist allerdings auch, daß die Art schon früh im 19. Jahrhundert durch das französische Kanalnetz von Südfrankreich her in das Mündungsgebiet des Rheins gelangt ist. Dem steht allerdings die geringe Zahl der Funde südlich der Seine entgegen. An unserer Vorstellung über die Einwanderung in das Oberrheingebiet über den Rhein-Marne-Kanal ändert sich dadurch nichts.

Fundorte:

1. Tiel. Rheinkilometer 916 (Waal), Hoek (1879)
2. Zaltbommel, Rheinkilometer 934 (Waal), den Hartog (1963)
3. Delta-Region von Rhein, Maas und Schelde, zahlreiche Fundorte, den Hartog (1963); vgl. die ergänzenden Funde im Text der Abb. 4
4. Friesland, Holthuis 1956
5. Noordholland, Holthuis 1956
6. langs het Ijsselmeer, den Hartog & Tulp (1960)
7. Tjeukemeer-Ufer, bei Gieterse Brug, seit Jahren, den Hartog & Tulp (1960)
8. Grote Wielen, seit 1959, den Hartog & Tulp (1960)
9. Maas bei Maastricht, Holthuis (1956)
10. Cambrai, au bord du canal de Saint-Quentin, 1906, Chevreux & Fage (1925)
11. Epinay — sur — Seine, au bord d'un lac, 1913, Chevreux & Fage (1925)
12. Viry-Châtillon, sur les rives des anciennes sablières, Bayard & Carayon (1946)
13. Seinemündung, 1959, den Hartog (1963)
14. Nancy, an vielen Stellen des Canal de la Marne au Rhin, Lienhart 1913, Marcquart 1936, Tétry (1939), Remy nach Graf (1969), Graf (1969)
15. Straßburg, an den Ufern des Rhein-Marne-Kanals im Illbecken, de Beauchamp (1938)
16. Banc de la Mühlbach, Rheinkilometer 311,5, rechts, 4. VI. 1971, leg. A. Kinzelbach
17. Banc de Neuburg, Rheinkilometer 354,1, links, 12. XI. 1971, leg. R. Kinzelbach
18. Apothekergrund, Rheinkilometer 378,5, rechts, 19. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
19. Sondernheimer Grund, Rheinkilometer 379,5, links, 19. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
20. Germersheimer Grund, Rheinkilometer 383,0—383,7, links, 19. VIII. 1964 und später, leg. R. Kinzelbach (Kinzelbach 1965)
21. Rheinsheimer Grund, Rheinkilometer 384,5, rechts, 18. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
22. Speyerer Grund, Rheinkilometer 400,0, links, 20. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
23. Schusterwörth, Rheinkilometer 478,3, rechts, 5. XII. 1971, leg. R. Kinzelbach
24. Laubenheimer Grund, Rheinkilometer 491,8, rechts, 31. X. 1968, leg. R. Kinzelbach, 12. XI. 1971, leg. W. Sposny
25. Lorchhausener Grund, Rheinkilometer 542,7, links, 15. X. 1971, leg. R. Kinzelbach
26. Lützelstein (gegenüber Lorelei), Rheinkilometer 554,4, links, 15. X. 1971, leg. R. Kinzelbach
27. Hönninger Grund, Rheinkilometer 625,1, rechts, 17. X. 1971, leg. R. Kinzelbach
28. „Grenzmosel" zwischen Schengen und Wasserbillig, besonders oberhalb Remich in Kieswerk, Hoffmann (1963); in litt. 1971: Bestand hat abgenommen

29. Untere Sauer bis Stau Rosport; 1960 an der Ralinger Schleife zwischen Hinkel und Rosport, Hoffmann in litt. 1971

e) *Vorkommen auf den Britischen Inseln*

In England tritt *O. cavimana* seit einigen Jahrzehnten im Flußgebiet der Themse auf; daneben bestehen einige Vorkommen in Mittelengland. Über Zeitpunkt und Art der Einschleppung gibt es keine Daten.

Fundorte:

1. Themse bei Oxford, Cain & Cushing (1948)
2. Themse bei der Fähre von Isleworth, Richmond, Gordon (1944)
3. Ästuar des Medway, Wildish (1970)
4. Huddersfield bei Manchester, Fryer (1951)
5. River Yare bei Brundall, Norfolk, Reid (1948)
6. Gebiet in Mittelengland (s. Karte Abb. 3), Hynes, Macan & Williams (1960)

f) *Vorkommen im norddeutschen Tiefland*

Die wenigen Vorkommen aus dem Bereich zwischen Weser und Oder sind relativ schlecht bekannt. Theoretisch lassen sich alle vom Vorkommen in der Saale ableiten: Von hier könnte die Art in die Elbe, aber auch über den Mittellandkanal in die Weser, zu den Berliner Seen und von dort in die Odermündung gelangt sein. Weitere Funde könnten diesen Weg vielleicht noch etwas erhellen. Über die Einwanderungsmöglichkeit vgl. Abschnitt Ökologie.

Fundorte:

1. Saale-Ufer (wo?), Herold (1925)
2. Außenalster in Hamburg, Schlienz (1922)
3. Unterweser, 1965, Klein (1969)
4. Flakensee bei Berlin, Schellenberg (1942)
5. Kalksee bei Berlin, Schellenberg (1942)
6. Usedom, Westufer des Gnitz, Herold (1925)
7. Lebbin (Lubin), auf Wollin, Herold (1925); Umgebung von Lubin, Urbański (1948)

Bemerkungen zur Ökologie, besonders der Rheinpopulation

a) *Substrat*

Am Oberrhein bewohnt *O. cavimana* in erster Linie grobschottrige Kiesbänke. Auf sandigen oder lehmigen Substraten wurde sie nur in Ausnahmefällen angetroffen, z. B. bei Rheinkilometer 478,3. Die Siedlungsdichte an dieser Stelle war außerordentlich gering. Dies steht im Gegensatz zu den Populationen des Rheindeltas (den Hartog, 1963), der Außenalster (Schlienz,

1922) und der Odermündung (Urbański, 1948), die schlickigen Sand bewohnten und sich auch darin eingruben. Die griechischen Populationen bewohnten überwiegend groben Sand und suchten bei starker Insolation Verstecke unter hohlliegenden Gegenständen (Steine, Schwemmgut) auf. Am Balaton lebt die Art z. T. in feuchten Wiesen (Abonyi, 1928).

Doch nicht alle Schotterbänke im Rhein sind besiedelt. Von den Ausnahmen auf Grund der Wasserqualität abgesehen (s. u.) fallen Bänke für die Besiedlung aus, die einen zu geringen Neigungswinkel zur Wasseroberfläche haben und daher häufiger überschwemmt werden, ferner solche, in denen die Lücken zwischen dem groben Kies mit Sand oder Lehm ausgefüllt sind,

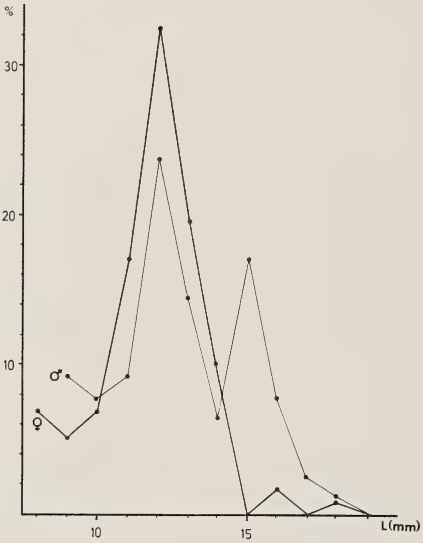


Abb. 6. Verteilung der Gesamtlänge von 193 Stücken von Germersheim (13.—14. VI. 1968). Die ♂ haben offenbar einen Häutungsvorsprung, und die Größenzunahme bei den Häutungen ist anscheinend bei den beiden Geschlechtern verschieden. Kleinere Größenklassen sind durch die damals verwendete Sammelmethode unzureichend erfaßt.

und schließlich müssen größere Abschnitte vorhanden sein, in denen die Korngröße des Kieses über einen Durchmesser von 1,5 cm hinausgeht. Bänke mit sehr grobem Kies und durchgehendem Lückensystem waren wesentlich stärker besiedelt als solche aus feinem Kies oder mit stark wechselnder Körnung.

Das meist gemauerte Strombett verlassen die Tiere nur selten. Bei Germersheim, Speyer, Laubenheim und am Lützelstein kamen sie vereinzelt zwischen den Steinen der Uferbefestigung vor.

b) *Salinität*

Im pontisch-ostmediterranen Gebiet bewohnt *O. cavimana* Ufer von Gewässern verschiedensten Salzgehalts, auf Karpathos sogar den Bereich von Spritzwassertümpeln, die über 40 ‰ Salzgehalt aufwiesen.

In Mittel- und Westeuropa ist die Salztoleranz etwas eingeschränkt. *O. cavimana* wurde nur im oligohalinen Brackwasserbereich der Flußmündungen oder an Süßwasser angetroffen. Die Süßwasservorkommen erweisen sich jedoch zum Teil ebenfalls als schwache Brackwässer (z. B. Saale, Rhein-Marne-Kanal, Themse, Rhein). Im Rhein wurden z. B. 1968 bei Seltz bis zu 128 mg/l allein an Cl^- gemessen, in Emmerich bis 130 mg/l (Kommission, 1968). Bei dem langdauernden niedrigen Wasserstand 1970—1971 stiegen diese Werte um über das Vierfache an. Es ist bemerkenswert festzustellen, daß eine gewisse Parallelität zwischen der Ausbreitungsgeschwindigkeit der Art und dem Ansteigen der Versalzung des Rheines besteht. Die Verbrackung ist im Rhein besonders stark durch die Abwässer der elsässischen Kali-Industrie, kann aber generell für alle größeren Flüsse festgestellt werden, z. B. auch für Mosel und Maas.

c) *Wasserabhängigkeit*

Hier ist zu unterscheiden zwischen Feuchtigkeit und Strömung. Wie die Untersuchungen von Ivlev & Sushchenya (1961) zeigen, entfernt sich *O. cavimana* weiter vom Wasser als die meisten anderen „terrestrischen" Amphipoden. Das Wasser wird in der Regel auch von Jungtieren nicht aktiv aufgesucht; benötigt wird allein eine gewisse Luftfeuchtigkeit. Daraus ergibt sich je nach Wetter eine Regulation des Aufenthaltes nahe am Wasserrand oder weit entfernt von ihm (z. B. bei Regen) oder tief im Kieslückensystem (bei Sonnenschein) oder auf der Oberfläche (besonders nachts). Ein längerer Aufenthalt unter Wasser ist nicht bekannt (vgl. Abonyi, 1928; Bock 1967); doch kommt er gewiß vor, da anders die Besiedlung beider Stromseiten des Rheines nicht erklärbar wäre. Auch wenden sich die Tiere auf der Flucht zum Wasser.

Die Verbreitung geht, wie angedeutet, mit der Gewässerströmung vor sich. An Land werden nur geringe Strecken zurückgelegt. Ein Schwimmen gegen die Strömung, zumal im Rhein, ist nicht möglich. Wie die normale Abdriftrate kompensiert wird, ist noch nicht bekannt. In den Kiesbänken ist der abströmige Teil zuweilen dichter besiedelt als der aufströmige. Ausbreitung wurde stromauf bisher nur an der Sauer beobachtet und ist für die langsam fließenden Flüsse Nordfrankreichs und Belgiens (Schelde, Seine, Marne) zu vermuten. Im Rhein oberhalb von Straßburg ergab ausführliche Nachsuche kein Vorkommen, desgleichen hat sich die Art im Niederrhein nicht wesentlich stromaufwärts ausgebreitet.

d) *Temperatur*

Bereits erwähnt wurde die Übereinstimmung von Verbreitungsgebiet und der Linie gleicher winterlicher Frostdauer (tägliches Temperaturminimum unter 0° C) von weniger als 3 Monaten. Im Winter sammeln sich Orchestien oft in großer Zahl an geeigneten Stellen. Bei Temperaturen über der Frostgrenze kann man sie auch im Winter aktiv antreffen.

e) *Verschmutzung des Substrats, des Wohngewässers und der Nahrung*

Erstmals wies den Hartog (1963) negative Einflüsse menschlicher Gewässerverschmutzung auf die Bestandsentwicklung von *O. cavimana* nach. Am Oberrhein läßt sich sehr deutlich feststellen, daß hinter Orten mit starker Abwassereinleitung die stromab gelegenen Kiesbänke auf mehr oder minder lange Erstreckung nicht besiedelt sind. Hinter Karlsruhe beträgt diese Strecke etwa 10, hinter Ludwigshafen-Mannheim etwa 50 km. Hinter der Einmündung des verschmutzten Mains liegt die nächste Kolonie erst bei Bacharach (50 km); rechtsrheinisch gibt es auch hier noch keine *Orchestia*-Ansiedlung, weil der Main-Wasserkörper das rechte Ufer bespült (Schmidt-Ries, 1958). In der Mosel fehlt die Art stromabwärts von Trier.

Die Giftwirkung der Abwässer dürfte auf Industrieprodukten und Ölresten beruhen, die mit der Nahrung aufgenommen werden. Organische Abfälle schaden nicht, auch ein geringer Sauerstoffgehalt des Wassers ist für den Luftatmer *O. cavimana* unerheblich.

e) *Ernährung*

Bisherige Untersuchungen nennen verschiedene Pflanzen aus dem Schwemmgut der besiedelten Gewässer als Nahrung (Schlienz, 1922; Schellenberg, 1942; Dorsman, 1935; den Hartog, 1963; Kinzelbach, 1965). Mageninhalte frischer Tiere von Germersheim ergaben folgendes Bild:

Nahrungsobjekt	13.—14. VI. 1968 (n = 30)	17. VII. 1971 (n = 12)
Ephydatia fluviatilis	+ +	+ + +
Nematoda, ganz und Exuvien	+ +	+
Insektenrest (Fliege?)	—	+
Insekten-Makrotrichia	+	+
Holztrümmer (Pappel, Weide)	+	+
Diatomeen	+	+
Pflanzenepidermen	—	+
Pflanzengewebe-Reste	+ +	+ +
Cyanophyta	+	+
Clorophyceae, fädig	+	+
Muskelfasern	+	—
Baumwollfasern	—	+
Menschenhaar	—	+
Säugetierhaare	—	+
Stärkekörner	+	+
Quarzsplitter	+	—

Im September 1962 waren in Tieren von der gleichen Stelle nur Pflanzenteile gefunden worden (Kinzelbach, 1965). Damals traten mit *Ranunculus* *fluitans, Nuphar luteum* und *Fontinalis* sp. noch Pflanzen im Spülsaum auf, die heute infolge stärkerer Verschmutzung oder völliger Abschnürung von Seitenarmen im Rhein nicht mehr vorkommen.

Sie sind im Nahrungsspektrum ersetzt worden durch den Süßwasserschwamm *Ephydatia fluviatilis,* der auf der gesamten Rheinstrecke zwischen Straßburg und Bonn sehr stark zugenommen hat. Er stellte bei der 1971er Probe den Hauptanteil unter den Nahrungsstoffen.

Hervorzuheben ist noch der hohe Anteil von Nahrungsstoffen aus den Fäkal- und Haushaltsabwässern des Menschen. Dadurch stellt *O. cavimana* einen quantitativ beachtenswerten Anteil der Reduzenten organischer Abwässer, zumal sie in großer Individuenzahl (s. u.) auftreten kann. Dies ist um so wichtiger, als die früher im Rhein tätigen Flohkrebsarten *Gammarus pulex* und *Carinogammarus roeseli* weitgehend ausgestorben sind.

f) Jahreszyklus

Weibchen mit Jungtieren im Marsupium wurden von Juni bis August angetroffen. Von Juni an gibt es bis Anfang September freie Jungtiere, die sehr rasch heranwachsen. Elterntiere sind noch bis in den September vorhanden, sterben dann aber im Alter von maximal 15 Monaten ab. Die herangewachsenen Jungen überwintern und setzen nach Kopulation im Mai eine neue Generation in die Welt. Der Termin des Absetzens der Jungen verschiebt sich alljährlich ein wenig in Abhängigkeit von der Witterung.

Die Populationsdichte ist durch die Beschaffenheit des Substrats schwer zu ermitteln. Im Juni leben auf der näher untersuchten Kiesbank bei Germersheim längs des Spülsaumes in 300 m Länge 250 bis 400 Individuen pro m², insgesamt also etwa 100 000. Die Sexratio betrug im Juni 1968 bei Germersheim 1 : 1,56 (♂ : ♀).

g) Orientierung

Auf der Flucht bewegen sich die Tiere auf das Wasser zu. Offensichtlich benutzen sie dabei eine Sonnenkompaß-Orientierung. Verfrachtet man linksrheinisch eingefangene Individuen bei mindestens teilweise unbedecktem Himmel auf das rechte Rheinufer, laufen sie statt ins Wasser vom Wasser weg. Es erscheint reizvoll, eine Umstellung der Orientierung bei künstlichen Populationen zu verfolgen und die von Pardi (1957 u. a. a. O.) an anderen Talitridae angestellten Versuche zu ergänzen.

h) Synökologie

Epöken beschrieb Abonyi (1928); es bleibt festzustellen, ob die nordwesteuropäische Population die gleiche Art beherbergt wie die des zum pontischen Gebiet gehörigen Balaton-Sees.

Im gleichen Biotop mit *O. cavimana* wurden am Oberrhein angetroffen: Lumbricidae gen. sp.; *Lumbriculus variegatus; Asellus aquaticus; Philoscia* sp.; *Trachelipus* sp.; *Carinogammarus roeseli;* Lycosidae gen. sp.; Collembola gen. sp.; Staphylinidae; Harpalinae. Die Wechselbeziehungen zu diesen Arten sind noch unbekannt.

Den Herren Dr. L. B. Holthuis, Leiden, und J. Hoffmann, Luxemburg, möchte ich für ihre brieflichen Auskünfte herzlich danken. Diese Arbeit wurde unterstützt durch das Ministerium für Landwirtschaft, Weinbau und Umweltschutz in Rheinland-Pfalz.

Zusammenfassung

Als Ausgangsbasis für weitere Untersuchungen werden neue Befunde über Verbreitung und Ökologie von *Orchestia cavimana* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae) dargestellt, unter besonderer Berücksichtigung der neu eingewanderten Population des Rheins zwischen Straßburg und Bonn.

Das Areal gliedert sich in zwei Teile: a) das pontisch-ostmediterrane Gebiet, aus dem zahlreiche neue Funde mitgeteilt werden und dessen Bedeutung als Herkunftsgebiet der Art diskutiert wird, b) das mittel- und westeuropäische Gebiet, das wahrscheinlich durch mehrfache Einschleppung und daraus hervorgegangene Weiterausbreitung entstanden ist. Es wird versucht, die Einwanderung in den Rhein zu rekonstruieren; die Ausbreitung in diesem Strom wird dargestellt.

Erste ökologische Daten vom Rhein ergeben, daß die Einwanderung durch den hohen Salzgehalt des Stroms erleichtert wurde und daß *O. cavimana* eine bedeutsame Rolle als Reduzent organischer Abfallstoffe spielt. Die allgemeineren Fragen nach der Eingliederung in das neue Ökosystem, nach der Populationsdynamik und nach dem Orientierungsverhalten unter den speziellen Bedingungen des Lebens an Flußufern werden zur weiteren Bearbeitung vorgestellt.

Summary

Notes on distribution and ecology of *Orchestia cavimana* Heller 1865 (Crustacea: Amphipoda: Talitridae).

A collection of new data on distribution and ecology of *O. cavimana,* especially concerning the populations of the Upper Rhine and the Egean Sea.

The area is mapped and its origin discussed. It is composed of two parts: a) the ponto-eastmediterranean region from which the species probably originated, b) the central-westeuropean region, which has been settled by spreading out from several points of infection. The possible ways the species took are reconstructed.

First ecological data from the Rhine population admit to suppose that the immigration has been favorized by the high degree of chlorinity of this river and that *O. cavimana* is integrated into the ecosystem of the polluted Rhine by reducing organic matter of human origin. Some more facts of aut- and synecology are outlined, which are matter of future, quantitative investigations.

Literatur

Anonym (1967): Zeichnungen für die Rheinschiffahrt und Leitfaden für den Steuermann von Rheinfelden bis zur See. — Editions de la Navigation du Rhin, Strasbourg.

Abonyi, S. (1928): Über die Epizoen der *Orchestia cavimana* Heller. — Arb. ungar. Biol. Forsch. Inst. 2: 5—23.

Bayard, A., und J. Carayon (1946): Une station nouvelle d' *Orchestia Bottae* aux environs de Paris. — Feuille Natur. 1: 9—10.

Beauchamp, P. de (1938): Additions à la faune d'Alsace. — Bull. Assoc. philomat. Alsace et Lorraine 8: 399—400.

Bock, K. D. (1967): Experimente zur Ökologie von *Orchestia platensis* Kröyer. — Z. Morph. Ökol. Tiere 58 (4): 405—428.

Cain, A. J., und D. H. Cushing (1948): Second occurrence of the amphipod *Orchestia bottae* M. Edwards in Britain. — Nature 161: 483.

Cărănşu, S., E. Dobreanu und C. Manolache (1955): Amphipoda. — in: Fauna republicii populare Romine IV (4): 1—407.

Charniaux-Legrand, H. (1951): Contribution à la faune des Amphipodes de Banyuls. Observations sur la ponte en hiver. — Vie et Milieu 2: 371—380.

Chevreux, E. (1895): Amphipodes terrestres et d'eau douce. — Rev. biol. Nord Fr. 7: 156, 158.

Chevreux, E., und L. Fage (1925): Amphipodes. — in: Faune de France IX: 1—488.

Diercke, C. (1957): Weltatlas. — 95. Auflage, Braunschweig.

Dorsman, B. A. (1935): Notes on the life history of *Orchestia bottae* Milne-Edwards. — Dissertation, 58 pp. Leiden.

Dudich, A. (1926): Tropusi rák Budapesten. — Temészettudományi közlöny 1926: 293—295.

Fryer, G. (1951): Distribution of British Freshwater Amphipoda. — Nature 168: 435.

Gordon, I. (1944): An amphipod, Orchestia bottae, new to Britain. — Proc. Linn. Soc. London (g 2): 70.

Graf, F. (1969): Le stockage de calcium avant la mue chez les Crustacés Amphipodes *Orchestia* (Talitridé) et *Niphargus* (Gammaridé hypogé). — Thèse, Fac. Sci. Univ. Dijon, 216 pp., Dijon.

Hartog, C. den (1963): The amphipods of the deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. II. The Talitridae. — Netherlands J. Sea Res. 2: 40—57.

Hartog, C. den, und A. S. Tulp (1960): Hydrobiologische waarnemingen in Friesland (Slot). — Levende Natuur 63 (6): 133—140.

Heller, C. (1865): Kleine Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Amphipoden. — Verh. zool. bot. Ges. Wien. 15: 979—984.

Herold, W. (1925): Der Amphipode *Orchestia cavimana* Heller in Pommern. — Abh. u. Ber. Pomm. Naturf. Ges. 6.

Hoek, P. P. C. (1879): Carcinologisches . — Tijdschr. Nederl. dierk. Ver. 4: 130—134.

Hoffmann, J. (1963): Faune des Amphipodes du Grand Duché de Luxembourg. — Arch. Inst. Gr.-Duc. Sci. Nat. 29: 77—128.

Holthuis, L. B. (1956): Notities betreffende Limburgse Crustacea III. De Amphipoda (Vlokreeftjes) van Limburg. — Natuurhist. Maanblad 45 (7—8): 83—95.

Hynes, H. B. N., T. T. Macan und W. D. Williams (1960): A key to the British species of Crustacea: Malacostraca occurring in fresh water. — Sci. publ. freshwater biol. Ass. 19: 1—36.

Internationale Kommission zum Schutze des Rheins gegen Verunreinigung (1968): Zahlentafeln der physikalisch-chemischen Untersuchungen des Rheins sowie der Mosel. — Koblenz 1968.

Ivlev, V. S., und L. M. Sushchenya (1961): Intensity of aquatic and atmospheric respiration in some marine crustaceans. — Zool. J. 40 (7): 1345—1353.

Kinzelbach, R. (1965): Ein Strandfloh, *Orchestia cavimana* Heller, am Oberrhein. — Beitr. naturkd. Forsch. SW-Deutschld. 24 (2): 153—157.

Klein, G. (1969): Amphipoden aus der Wesermündung und der Helgoländer Bucht, mit Beschreibung von *Talorchestia frisiae* n..sp. — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 11: 173—194.

Lienhart, R. (1913): Présence en Lorraine d'*Orchestia bottae* Milne Edw. — C. R. Soc. Biol. Fr. 75: 603—605.

Macquart, M. (1936): Etude de quelques captations chez les Crustacés. — Trav. Stat. Biol. Roscoff 14: 5—46.

Mateus, A., und E. de Oliveira Mateus (1958): Note sur l'existence d'*Orchestia ghigii* Vecchi à Banyuls-sur-Mer. — Vie et Milieu 9: 441—443.

Milne-Edwards, H. (1840): Histoire naturelle des Crustacés. — Paris.

Pardi, L. (1957): Modificazione sperimentale della direzione di fuga neglii anfipodi ad orientamento solare. — Z. Tierpsychol. 14: 261—275.

Reid, D. M. (1948): Occurrence of the amphipod *Orchestia bottae* and other organisms in Britain. — Nature 161: 609.

Ruffo, S. (1949): Description d'un nouveau Talitride du Hatay (*Orchestia kosswigi* n. sp.). — Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul Sér. B 14 (4): 321—326.

Schellenberg, A. (1940): Lebt am Flakensee bei Berlin der Flohkrebs *Orchestia bottae* M-Edw. oder *O. cavimana* Heller? — Zool. Anz. 130: 206—207.

— (1942): Flohkrebse oder Amphipoda. — in: Die Tierwelt Deutschlands 40: 1—252.

Schlienz, W. (1922): Eine Süßwasser-*Orchestia* in der Außenalster in Hamburg. — Arch. Hydrobiol. 14: 144—150.

Schmidt-Ries, H. (1958): Limnologische Untersuchungen des Rheinstromes. — Bde. 1, 2, Köln.

Stebbing, T. R. R. (1906): Amphipoda I. Gammaridea. — Das Tierreich 21: 1—802.

Steinhauser, F. (1970): Climatic Atlas of Europe. I. Maps of mean temperature and precipitation. — Budapest.

Stephensen, K. (1929): Amphipoda. — in: Tierwelt der Nord- und Ostsee 10: 1—188.

Sushchenya, L. M. (1967): Production and annual flow of energy in the population of *Orchestia bottae* M.-Edw. (Amphipoda-Talitroidea). — in: Structure and dynamics of osmotic communities and populations: 120—135. Akad. Nauk Ukrain. SSR, Respubl. mehvedomstv. sbor., ser. biol. morya.

Tétry, A. (1939): Contribution à l'étude de la faune de l'est de la France (Lorraine). — Bull. Soc. Sci. Nancy 1: 1—453.

Urbański, J. (1948): *Orchestia cavimana* Heller 1865 (Crust. Amph.) na wyspie Wolin oraz spis obunogów (Amphipoda) dotąd na ziemiach Polskich wytkrytych — Bad. fizjogr. Polską zachodnią 1: 170—189.

Vecchi, A. (1929): Anfipodi. — in: Ricerche faunistische nell'isole italiane dell'Egeo. — Arch. Zool. 13: 249—257.

Veillet, A., und F. Graf (1958): Développement post-embryonnaire des gonades et de la glande androgène chez le Crustacé Amphipoda *Orchestia cavimana* Heller. — C. R. Acad. Sci. Paris 246: 3188—3191.

Wagler, E. (1941): Klasse Crustacea, Krebstiere. — in: Tierwelt Mitteleuropas II, 2 a: 1—224.

Wildish, D. J. (1970): Some factors affecting the distribution of *Orchestia* Leach in estuaries. — J. exp. mar. Biol. Ecol. 5: 276—284.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. R. Kinzelbach, 65 Mainz, Saarstr. 21, Inst. f. Allgemeine Zoologie.

Buchbesprechungen

Eiberle, K. (1972): Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft, dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Mit 65 S., 11 Abb. und 4 Taf. Mammalia depicta. Paul Parey, Hamburg.

Die Ausrottungsgeschichte des Luchses von 1500 bis 1909 für die Schweiz und angrenzende Gebiete stützt sich auf 466 Angaben, die in einer Tabelle zusammengefaßt und zu vier Karten verarbeitet wurden. Bis etwa 1700 kam der Luchs noch im ganzen Lande vor, dann verschwand er zunächst im Jura und Mittelland. Am längsten hielt er sich in Graubünden und im Wallis. Ursache seines Verschwindens war die Verfolgung durch den Menschen, nicht die Einengung des Lebensraumes infolge der menschlichen Bevölkerungszunahme. Im Vergleich zu Bär und Wolf empfiehlt sich der Luchs besonders zur Wiedereinbürgerung in die Alpen: Mehr als jene ist er dem Menschen ausgewichen und ihm nicht gefährlich geworden. Als natürlicher Regulator überhegter Schalenwildbestände wäre er erwünscht, seine ökologische Anspruchslosigkeit läßt eine Wiederansiedlung Erfolg versprechen.

Die sorgfältige Studie, in deren Art wir uns auch Arbeiten über ausgestorbene Säugetiere in der Bundesrepublik wünschen möchten, dürfte eine äußerst wertvolle Grundlage bei Diskussionen über die Wiedereinbürgerung des Luchses sein.

J. Niethammer

Faber, P. (1972): Vogelhaltung. 44 S., 86 Abb., davon 38 farbig. In der Reihe BLV Juniorwissen, München.

Eine für den interessierten Jugendlichen gedachte, textlich anspruchslose, aber solide erste Einführung in eine sachgerechte Vogelhaltung mit recht gut wiedergegebenen farbigen Lichtbildern einiger der bekanntesten und leicht zu pflegenden Käfig- und Volierenvögel. Die Kolibris gehören allerdings nicht dazu, und an ihre Stelle hätte besser die eine oder andere, häufig gehaltene Art treten können: die Pflege so schwierig zu erhaltender Vögel wie der Kolibris sollte wissenschaftlichen Instituten oder außergewöhnlich versierten Vogelpflegern vorbehalten bleiben. Einige Druckfehler in den wissenschaftlichen Namen der dargestellten Vögel fallen für den Leser wohl nicht ins Gewicht.

H. E. Wolters

Harrison, D. L. (1972): The Mammals of Arabia. Vol. III. Lagomorpha, Rodentia. Mit 287 S., 103 Textzeichnungen und 65 Schwarzweißfotos. E. Benn Ltd., London.

In der hier bereits für die beiden ersten Bände besprochenen Anordnung (Bonn. zool. Beitr. 1965, 164 und 1969, 442—443) erreicht das imponierende Werk mit den Hasen (nur *Lepus capensis*) und den Nagern (46 Arten, davon allein 21 Gerbillinen) seinen krönenden Abschluß. Anhangsweise werden als möglicherweise in jüngerer Vergangenheit erst verschwundene Arten Löwe, Onager, Biber und Mendesantilope behandelt, als neu eingebürgerter Säuger die Nutria. Unter den Ergänzungen zu den ersten beiden Bänden ist vielleicht der Nachweis des Kleinen Kudu (*Strepsiceros imberbis*) aus der Umgebung von Dhala im Yemen 1967 am bemerkenswertesten. Eine Präparations- und Sammelanweisung, ein Glossar mit gut illustrierenden Abbildungen von Schädel, Zähnen und der Gehörregion eines *Gerbillus*, ein Fundortverzeichnis mit geographischen Koordinaten und ein Index der Artnamen erhöhen den Nutzen beträchtlich. Zu einigen, derzeit noch nicht hinreichend geklärten taxonomischen Fragen nimmt das Buch wie folgt Stellung:

Zu *Allactaga euphratica* wird auch *A. williamsi* gerechnet.

Eliomys melanurus ist eine eigene, möglicherweise bis Rio de Oro verbreitete Art.

Im Gebiet kommt nur eine Blindmausart, *Spalax leucodon*, vor, die als Superspezies die vier von Nevo aus Israel nachgewiesenen, morphologisch nicht trennbaren Chromosomenformen einschließt.

Apodemus flavicollis ist bis zum Libanon und in den Irak verbreitet. (Die Gesamtverbreitung entspricht freilich der nach Zimmermann großenteils falschen Aufzählung der Fundländer bei Ellerman and Morrison-Scott).

Zwei Stachelmausarten, *Acomys dimidiatus* und *A. russatus,* sind gut unterscheidbar.

Gerbillus nanus und *G. dasyurus* werden nach der Struktur der Tympanalregion anders als bisher gegeneinander abgegrenzt. Der ursprünglich von Harrison als Unterart von *G. dasyurus* beschriebene *G. mesopotamiae* wird jetzt als eigene Spezies aufgefaßt.

Die Abgrenzung der parapatrischen, sehr ähnlichen Formen *G. allenbyi* und *G. andersoni* als Arten wirkt nicht überzeugend, hingegen erscheint die Trennung *allenbyi* + *andersoni* gegenüber *gerbillus* gut begründet. Die artliche Trennung von *G. cheesmani* und *G. gerbillus* bleibt eine offene Frage.

Ellobius fuscocapillus und *E. lutescens* wie auch *Microtus socialis* und *M. guentheri* werden als konspezifisch erachtet.

Die bisher meist als eigenständige Arten aufgefaßten *Lepus europaeus* und *L. arabicus* werden zu *L. capensis* gezogen.

Beziehungen zu Gebieten außerhalb Arabiens sind bisweilen zu sorglos dargestellt. So sollen *Microtus socialis* und *Apodemus flavicollis* in Afghanistan vorkommen, was nicht der Fall ist, hingegen ist dies Land für *Tatera indica, Gerbillus nanus, G. cheesmani* und *Apodemus sylvaticus* nicht aufgeführt. *Arvicola terrestris* soll auch in Portugal leben, wo aber bisher nur *A. sapidus* nachgewiesen ist. Die Artdiagnosen grenzen bisweilen nicht gegen nächstverwandte Formen außerhalb Arabiens, sondern nur gegen ähnliche im gleichen Gebiet ab (so bei *Tatera indica*), was zwar für praktische Zwecke sinnvoll ist, dem Taxonomen aber als Mangel erscheinen muß.

Dies wie auch manche zu schlecht reproduzierte Schädeltafel sind aber Kleinigkeiten angesichts der immensen Information, die zu einem abgewogenen Überblick über einen Raum verarbeitet worden ist, aus dem bisher nur bruchstückhafte, oft widersprüchliche Daten vorlagen. Dem taxonomisch und tiergeographisch orientierten Mammalogen wird das nun glücklich vollendete Werk wohl auf lange Sicht die wichtigste Quelle über arabische Säugetiere sein. Zum wohlgelungenen Abschluß der riesigen Arbeit kann man nur gratulieren.

J. Niethammer

Hoeher, S. (1972): Gelege der Vögel Mitteleuropas. Mit 132 S. und 32 Tafelseiten. Neumann-Neudamm, Melsungen-Berlin-Basel-Wien.

Es ist heute für jedermann ein leichtes, die Vögel Europas an Hand trefflicher Taschenbücher zu bestimmen. Das bereitet allerdings nur dann keine Schwierigkeiten, wenn man erwachsene Männchen zur Brutzeit vor sich hat. Schon die Weibchen oder die Männchen im Ruhekleid mancher Arten können Kopfzerbrechen machen, und Jungvögel, besonders Dunenjunge der Nestflüchter, geben selbst erfahrenen Ornithologen mitunter harte Nüsse zu knacken. Ebensowenig wie diese Kleider sind Eier und Nester in den gängigen Bestimmungsbüchern abgebildet, und oft hilft dann auch eine meist dürftige Beschreibung im Text nicht weiter. Es fehlt also gewiß ein gut und reichhaltig illustriertes Taschenbuch zum Bestimmen der Eier (trotz deutscher Ausgabe des „Peterson", in dem die Eier aller Passeriformes farbig abgebildet sind), Dunen- und Jugendkleider und auch der Nester.

Das Buch von Hoeher ist der Versuch, diesem Mangel abzuhelfen. Die brutbiologischen Kurztexte für 276 Arten werden durch Tabellen über Nistplatz, Eier, Sperrachen und vor allem durch 32 ausgezeichnete Farbtafeln ergänzt, auf denen 144 Nester mit Gelegen, 106 Einzeleier und 6 Nester mit Dunenjungen abgebildet sind. Das ist zweifellos für den Anfang eine wertvolle Hilfe, die aber noch viele Wünsche offenläßt. Das gilt auch für 2 weitere Taschenbücher ähnlicher Zielsetzung:

Claus Königs 3. Band von „Europäische Vögel, Nester und Gelege sowie weitere Brutvögel Europas" (Belser Verlag) mit wiederum erlesenen Farbfotos und die im Kosmos-Verlag 1972 erschienenen „Vogeleier — Vogelnester" von J. Hanzak mit 88 Aquarellen von P. Pospisil und M. Rada. Vielleicht führt das auch in deutscher Auflage angekündigte, aber noch nicht erschienene Buch von Raeder und Hosking (Titel: Brütende Vögel, Nester, Eier, Junge) weiter, auf jeden Fall aber ein sehr viel umfassenderes mit dem Titel „Field Guide to nests and eggs of european birds" im Verlag Collins/London, das die Nester, Eier und juv. sämtlicher europäischer Brutvögel in Bild und Text bringen wird und die ersehnte Ergänzung zum „Peterson" zu werden verspricht.

G. N.

Marler, Peter R. und William J. Hamilton III (1972): Tierisches Verhalten. Übersetzt von B. Flad-Schnorrenberg. 706 S. BLV, München.

Den beiden Autoren, die Verhaltensforschung an der Rockefeller Universität und an der Universität von Kalifornien in Davis lehren, war es daran gelegen, ein Lehrbuch über die Physiologie des tierischen Verhaltens, also über die Mechanismen zu schreiben, die dem Ablauf und der Form des Verhaltens unterliegen. Demzufolge ist der Titel in der vorliegenden Übersetzung der amerikanischen Originalausgabe von 1966 nicht im Sinne des Verfassers geraten, obgleich das Buch über sein Ziel hinaus eine umfassende Darstellung der ethologischen Terminologie, sowie Beschreibungen von Methoden und Befunden der Verhaltensforschung enthält. Damit ist das Buch ein nützliches Nachschlagewerk, aber keinesfalls ein Lehrbuch für den Studenten der allgemeinen Ethologie. Die Verfasser haben vorsätzlich eine Reihe von Themen ausgelassen, und die ausgewählten Kapitel sind nicht in einem logischen Aufbau für eine Vorlesung über allgemeine Ethologie zusammengestellt. Es gibt beispielsweise keinen Abschnitt über das soziale Verhalten von Tieren, und doch sind alle fundamentalen Mechanismen und Regeln die dem sozialen Verhalten unterliegen, gründlich diskutiert. Man findet kein Kapitel über stammesgeschichtliche Entwicklungen des Verhaltens und auch keine vergleichende Darstellung von Verhaltensphänomenen, die traditionell die Methode der vergleichenden Verhaltensforschung charakterisiert. Eine derartige Behandlung des Stoffes war von den Verfassern schlechthin nicht gewollt.

Jedes der 20 Kapitel, von den Gesetzmäßigkeiten im Aufbau des Verhaltens bis zur Quantifizierung der Aktionsmuster in Raum und Zeit, enthält solide und verständlich geschilderte Kompilationen von Fakten, anregende Spekulationen über ethologische Diskussionen und Forschungstrends, sowie ein ausführliches Literaturverzeichnis. Beim Durchsehen des Buches findet man, daß die außeramerikanische Literatur nicht ausreichend berücksichtigt ist. Im wesentlichen aus diesem Grunde fehlen die historischen Aspekte der Entwicklung der modernen Verhaltensforschung. Beispielsweise ist Alfred Kühn in keinem Kapitel über Orientierung erwähnt.

Die Stärke dieses Buches ist seine informative und klare Einführung des Studenten in die Verhaltensphysiologie, wobei die gründliche Behandlung und Illustration von Forschungsmethoden besonders anerkennenswert ist. Bei dem nachhaltig großen Interesse der Verhaltensforscher am Verhalten der Vögel, wie Flug, Navigation, Aktivitätsrhythmen und Kommunikation durch visuelle und akustische Signale, ist das Werk für den Ornithologen von besonderem Interesse.

Die Schwäche des Buches, zusätzlich zu den obigen Bemängelungen, ist die Tatsache, daß es sechs Jahre nach dem Erscheinen der Originalausgabe in einer unbearbeiteten Übersetzung auf den Markt der deutschsprachigen akademischen Bücher kommt. Die Fortschritte der Verhaltensphysiologie waren in diesen sechs Jahren zu groß, und die Verantwortung der Hochschullehrer gegenüber den Studenten ist in Lehre und Forschung zu wichtig, als daß man ein derartiges Werk kritiklos und unbedacht entgegennehmen und dem Studenten empfehlen kann.

E. G. Franz Sauer

Vauk, G (1972): Die Vögel Helgolands. Eine Orientierungshilfe für Ornithologen und alle naturkundlich interessierten Besucher Helgolands, mit Ergebnissen 150jähriger Beobachtung auf der Insel. 101 S., 7 Abb., 2 Karten. P. Parey, Hamburg und Berlin.

Seit fast 150 Jahren hat kein anderer Landesteil Deutschlands die Aufmerksamkeit der Ornithologen so gefangen gehalten wie Helgoland, vor allem seit im vorigen Jahrhundert Gätke immer mehr erstaunliche Funde von auf dem mitteleuropäischen Festland noch nie oder nur höchst selten angetroffenen Vogelarten melden konnte. Aber nicht nur solche Irrgäste, sondern auch die häufigeren europäischen Arten führt der alljährliche Zug auf und über die einsame Insel inmitten der Nordsee, und so nimmt es nicht wunder, daß die Liste der Vögel Helgolands weit mehr Arten aufweist als die anderer Gebietsteile Mitteleuropas: Vauk nennt in der vorliegenden Übersicht über die Vögel Helgolands 361 Arten, von denen nur 18 gegenwärtig Brutvögel sind. Wieviele der übrigen regelmäßige oder gelegentliche Besucher oder Irrgäste sind, erfährt man zwar sehr genau beim Durchsehen der Artenliste, leider aber nicht aus der anschließenden Übersichtstabelle über die Helgoländer Vogelfauna, der nicht die Arten, sondern die einzelnen Formen (Arten und Rassen) zu Grunde gelegt werden und in der, wie vom Verf. vermerkt, einige in verschiedenen Kategorien erscheinen. Wenn Ref. das als einen kleinen Schönheitsfehler ansieht, so beeinträchtigt das nicht seine Überzeugung, daß diese Liste der Vögel Helgolands eine sehr erfreuliche Neuerscheinung auf dem Büchermarkt ist, bietet sie doch auf engem Raum eine solche Fülle kondensierter Information, wie sie wohl nur der seit langem als Leiter der Inselstation Helgoland des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland" in Wilhelmshaven auf der Insel tätige Verf. uns schenken konnte. Ornithologen und naturkundlich interessierte Besucher Helgolands werden ihm dafür dankbar sein, nicht zuletzt auch für das einleitende Kapitel, das einen ganz kurzen Abriß der Geschichte der Vogelforschung und der Vogelwarte auf der Insel gibt. Im Hauptteil werden für jede nachgewiesene Art der wissenschaftliche, der deutsche, der englische und (wie einst schon in Reichenows „Kennzeichen der Vögel Deutschlands") der helgoländische Name angegeben (in einer Fußnote belehrt uns der Verf., daß das Helgoländische kein Plattdeutsch, sondern ein alter Dialekt des Friesischen ist) und dazu der Status der einzelnen Arten und Rassen auf der Insel, für die wichtigsten Zugvögel auch die Monate des hauptsächlichen Auftretens. Ein für jeden Avifaunisten, aber auch für jeden ornithologisch interessierten Helgolandbesucher unentbehrliches kleines Buch!

H. E. Wolters

Die **Neue Brehm-Bücherei.** Ziemsen, Wittenberg.

Nr. 436: Naaktgeboren, C. (1971): Die Geburt bei Haus- und Wildhunden. Mit 103 S. und 49 Abb.

Nach einer anatomisch-physiologischen Einführung werden zunächst die noch recht spärlichen Beobachtungen über die Geburt bei Wildcaniden, vor allem Fuchs, Wolf, Schakal und Dingo geschildert, sodann die bei Haushunden. Neben eigenen Beobachtungen und Literaturangaben stützt vor allem auch die Auswertung von Umfragen bei Hundezüchtern, die zum Beispiel Angaben über 395 Wurfgrößen erbrachten, die vorliegende Monographie. Zahlreiche Fragen von allgemeinem Interesse, etwa über den Zusammenhang zwischen Wurfstärke und Körpergröße der betreffenden Hunderasse oder zwischen Wurfgröße und Tragzeit können danach zuverlässig beantwortet werden. Abgesehen von den unumgänglich etwas langatmigen Wurfprotokollen ist die Darstellung straff und anregend, die Ausstattung mit Abbildungen und Tabellen gut überlegt. Der Beitrag verbindet vortrefflich wissenschaftlichen Gehalt mit Allgemeinverständlichkeit.

Nr. 437: Djoshkin, W. W., und W. G. Safonow (1972): Die Biber der Alten und Neuen Welt. Mit 168 S., 25 Zeichnungen und 50 Fotos.

Es mag zunächst verwundern, wenn in der gleichen Reihe nach Nr. 111 („Unser Biber" von G. Hinze) nun ein zweiter Beitrag dasselbe Thema behandelt. Schon der unterschiedliche Umfang läßt aber erkennen, daß die vorliegende Darstellung sehr viel ausführlicher sein muß. Sie berücksichtigt das gesamte Verbreitungsgebiet und stützt sich neben einer 261 Zitate umfassenden Literatur auf Erfahrungen der Autoren mit Bibern in dem bekannten Schutzgebiet von Woronesch. Vom Erbgang der Schwarzfärbung über Daten zur Bestandsentwicklung, die Konstruktion von Biberburgen, die Größe von Biberfamilien, Parasiten, Fang- und Schutzmethoden und die Bedeutung für den Menschen, liefert der Band erstaunlich viele, fesselnde Informationen. Ob das über die Entstehung des „Castoreums" Gesagte (S. 125) richtig ist, mag hier bezweifelt werden.

Nr. 442: Storch, V. (1971): Meeresborstenwürmer. Mit 80 S. und 43 Zeichn.

Wegen ihrer Formenmannigfaltigkeit, der die unterschiedlichste Lebensweise gegenübersteht, bilden die Polychaeten eine besonders fesselnde Tiergruppe, von der das vorliegende Bändchen einen ausgewogenen Eindruck nach modernem Wissensstand vermittelt. Neue Untersuchungen zur Feinstruktur der Epidermis und Augen sind ebenso verarbeitet wie die überwältigende Fülle der Erscheinungen in Fortpflanzung und Ernährung, Röhrenbau, Kommensalismus und Parasitismus. Da angesichts der Stoffülle Grundbegriffe allzu oft als bekannt vorausgesetzt werden und eine systematischere Behandlung wahrscheinlich zu aufwendig geworden wäre, wird sich der Nichtfachmann allerdings nur mit einiger Mühe hindurchfinden. Bei Abb. 6 fehlt eine Erklärung der Herkunft der dargestellten Borstentypen. Ein System wie S. 77 mit Aphroditidae im alten Sinne, die heute in eine Anzahl wiederum von Familien, u. a. Aphroditidae im engeren Sinne, gegliedert werden, sollte vermieden werden, ebenso die wenig aufschlußreichen Angaben über die Archianneliden (S. 78).

Nr. 444: Odening, K. (1971): Der Große Leberegel und seine Verwandten. Mit 127 S. und 54 Abb.

Als Parasiten bei Huftieren, darunter wichtigen Haustieren, und wegen ihrer verwickelten Lebenszyklen haben die Fascioliden seit langem besondere Beachtung gefunden. Neben dem bekannten, am intensivsten untersuchten Großen Leberegel (*Fasciola hepatica*) werden hier auch die weiteren 8 zur Familie gehörigen Arten besonders bezüglich ihrer Biologie und Verbreitung behandelt. Die Entwicklungsbedingungen und -dauer des Eis, das Eindringen des Miracidiums in den Zwischenwirt, die Lebensdauer der einzelnen Stadien, die Spezifität der Wirte sind Themen, über die teils keine, teils vielfältige Untersuchungen bei den einzelnen Arten vorliegen. Die wohlgeordnete Darstellung auch der zahlreichen, schwer überschaubaren neuen Befunde macht diese fesselnde Zusammenfassung besonders wertvoll. Das sechsseitige Verzeichnis von erläuterten Fachausdrücken wird das Verständnis fördern.

Nr. 448: Petzold, H.-G. (1971): Blindschleiche und Scheltopusik. Mit 102 S. und 39 Abb.

Das Gewicht liegt auf der Taxonomie der Anguiden, so daß ein guter Überblick über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den teils beinlosen, teils mit normalen Extremitäten ausgestatteten Arten der Familie entstanden ist. Die beiden im Titel genannten, europäischen Schleichen werden ausführlicher, die übrigen jedoch ebenfalls besprochen. Parietalauge, Ovoviviparie bei der Blindschleiche und die Extremitätenlosigkeit und Ernährungsweise der spezialisierten Formen sind fesselnde Aspekte, die auch gebührend hervorgehoben werden und dazu beitragen dürften, das Interesse an diesen oberflächlich recht langweilig erscheinenden Tieren zu entfachen.

J. Niethammer

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

MAR 27 1973

SCHRIFTLEITUNG:

PROF. DR. GÜNTHER NIETHAMMER

HEFT 4 · 23. JAHRGANG · 1972

BONN 1972

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
Heft 4 23/1972

Ausgegeben im Dezember 1972

Die Zeitschrift „**Bonner Zoologische Beiträge**" ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 9,— DM je Heft bzw. 36,— DM je Jahrgang (einschl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen **bei Vorausbestellung** für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 1,35 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,85 DM; bis 30 S. 2,25 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 0,90 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,15 DM; bis 30 S. 1,45 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,75 DM je Exempl.; bis 20 S. 0,90 DM; bis 30 S. 1,10 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 23, Heft 4, 1972

Seite

Prof. Dr. Martin Eisentraut 70 Jahre 289

NIETHAMMER, J.: Zur Taxonomie und Biologie der Kurzohrmaus 290

SCHMIDT, U.: Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter 310

BIEBER, H.: Über Wirkung und Erbgang gelbverstärkender Faktoren (y-Faktoren) bei wild- und lohfarbigen Hauskaninchen 317

ROER, H.: Zur Bestandsentwicklung der Kleinen Hufeisennase (Chiroptera: Mam.) im westlichen Mitteleuropa 325

ZIPPELIUS, H.-M.: Zur Brutbiologie des Pirols *(Oriolus oriolus)* 338

DAREWSKI, I. S.: Zur Verbreitung einiger Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei 347

SAUER, E. G. F.: Schutzmaßnahmen zur Erhaltung der Primaten 352

Buchbesprechungen 355

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 4 **Jahrgang 23** **1972**

Prof. Dr. Martin Eisentraut

70 Jahre

Am 21. Oktober vollendete Professor Dr. Martin Eisentraut, unserem Museum noch immer aufs engste verbunden, sein 70. Lebensjahr. Als Nachfolger von Prof. Dr. A. v. Jordans übernahm er 1957 die Leitung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig. Bis zu seiner Pensionierung war er an der Herausgabe der „Bonner zool. Beiträge“ beteiligt. Die Deutsche Gesellschaft für Säugetiere ernannte ihn aus Anlaß seines 70. Geburtstages zum Ehrenmitglied, hat er doch einst der Fledermausforschung entscheidende Impulse gegeben und wesentliche Beiträge zum Thema Winterschlaf geleistet. Sein unvermindertes Interesse gilt aber auch anderen Zweigen der Zoologie und insbesondere allen Klassen der Wirbeltiere. Von 6 Reisen nach Zentralafrika hat er ein reiches Material an Säugetieren, Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen mitgebracht, das ihn instand setzte, die Bedeutung pleistozäner Klimaschwankungen für die heutigen Verbreitungsmuster westafrikanischer Tiere nachzuweisen und die Geschichte der Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Kamerun zu rekonstruieren. Die Ergebnisse dieser langjährigen Untersuchungen sind im Druck und erscheinen als Nr. 3 unserer „Bonner zool. Monographien“.

Wie schon bei der Neugestaltung der Schausammlung unseres Museums, der stets sein besonderes Interesse galt, und den Reisen in Afrika, bewährte sich auch bei den vielen wissenschaftlichen Arbeiten Martin Eisentrauts seine beneidenswerte Rüstigkeit.

Wir wünschen ihm, daß ihm Gesundheit und Spannkraft auch weiterhin erhalten bleiben und seine zoologischen Untersuchungen ihm noch lange ein ungetrübter Quell der Freude sein mögen.

Zur Taxonomie und Biologie der Kurzohrmaus1)

Von

JOCHEN NIETHAMMER

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Vorbemerkung: Die Kenntnis der europäischen Säugetiere hat in den letzten Jahren erheblich zugenommen, so daß eine zusammenfassende Darstellung in Gestalt eines Handbuches wünschenswert erscheint. Der folgende Artikel soll probeweise zeigen, in welcher Weise hier eine Art abgehandelt werden könnte. Dabei ist ein Kompromiß zwischen zwei Extremen zu suchen: Die Übersicht darf nicht in summarischen, undokumentierten Angaben stecken bleiben, soll aber auch nicht zu breit und unübersichtlich geraten. Der vorliegende Beitrag ist eine Diskussionsgrundlage auch über die Frage, ob er diesen Kompromiß in dem vorgegebenen Rahmen etwa trifft. Für eine konstruktive Kritik wäre der Verfasser dankbar.

Abkürzungen im fortlaufenden Text und in den Tabellen außer Tab. 1 u. 2:

Cbl — Condylobasallänge
Dia — Diastema des Oberschädels
E — englischer Name
F — französischer Name
Gew — Gewicht in g
HF — Hinterfußlänge ohne Krallen
Iob — Interorbitalbreite
K + R — Kopfrumpflänge
M — Molar; die hochgestellte Zahl gibt die Nummer im Oberkiefer, eine tiefgestellte Ziffer die im Unterkiefer wieder
n — Umfang einer Stichprobe
NF — Nombre fondamental, Armzahl einschließlich der X-Chromosomen bei ♀
OZR — Länge der Oberkiefermolarenreihe
s — Standardabweichung
Schw — Schwanzlänge
Shb — Schädelhöhe über den Bullae
$\bar{x}$ — arithmetisches Mittel
Zyg — zygomatische Breite

Pitymys subterraneus (de Selys-Longchamps, 1836) — Kurzohrmaus

E: Pine Vole; F: Le Campagnol souterrain.

Diagnose: M^3 normal (Abb. 1 b), deutlich länger als M^2. Gebiß orthognath. Verhältnismäßig klein (HF maximal 16 mm, Cbl maximal 24 mm). 4 Zitzen (0/2 Paare).

---

1) *Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut zum 70. Geburtstag gewidmet.*

Karyotyp: 2n = 52 oder 54; NF = 60; X-Chromosom groß, metazentrisch; Y-Chromosom klein, akrozentrisch (Meylan).

Beschreibung: In der Größe mit den kleineren Arten der Gattung übereinstimmend. Deutlich kleiner als die sympatrisch vorkommenden Arten *(bavaricus, multiplex, tatricus, thomasi)*. Verläßlichstes äußeres Maß HF.

Schwanz mit 60—80 Ringeln (Bernard), etwas kürzer als bei *tatricus* und *multiplex*, doch länger als bei den südländischen Arten. Ohrmuscheln weniger behaart als bei *P. tatricus* und kaum kleiner, doch größer als bei *multiplex* und *bavaricus*.

Dorsal gewöhnlich grauer und düsterer als die übrigen Arten der Gattung, weniger rot- oder gelbbraun. Füße dorsal grauer als bei *P. multiplex*. Schwanz meist deutlich zweifarbig.

Rückenfell wie bei den meisten heimischen Microtinen zu etwa 95 % aus Wollhaaren bestehend, von denen zwischen 35 und 50 % gebändert sind. Diese Wollhaare mit Binde haben im Durchschnitt 5, solche ohne Binde nur 4 Knicke. Gebänderte Wollhaare sind durchschnittlich 8—10, ungebänderte 7—9 mm lang (n = 12 Tiere, je zur Hälfte Rheinland und Niedere Tauern, Sommerhalbjahr — Hertweck). Leithaare mit 9—13 mm ($\bar{x} = 10{,}7 \pm 0{,}07$ mm; n = 20 ♂) signifikant kürzer als bei *P. tatricus*. Vibrissae mystaciales weniger zahlreich ($\bar{x} = 22{,}8 \pm 0{,}24$; n = 20 ♂) und signifikant kürzer ($\bar{x} = 23{,}1 \pm 0{,}25$ mm) als bei *P. tatricus*. Ebenso die längeren der beiden Vibrissae superciliares (14,3 ± 0,21 mm; Kratochvil 1969 b).

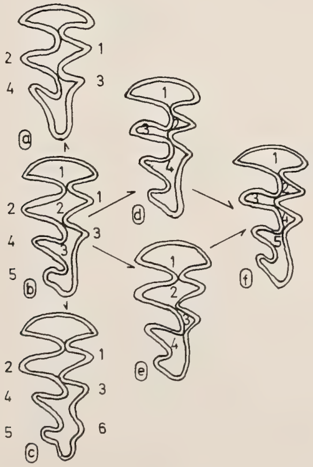


Abb. 1. Variation des 3. Oberkiefermolaren (M^3) bei *P. subterraneus;* links lingual, oben oral. Vertikal von oben nach unten Zunahme der Schmelzschlingen; a = *simplex*-, b = Normalform. Horizontal von links nach rechts zunehmende Anzahl abgeschlossener Dentinfelder (Ziffern auf den Kauflächen).

Augendurchmesser 1,92 mm (1,7—2,0 mm; n = 121), geringer als bei *P. tatricus* (Kratochvil 1970 b).

Perforatorium der Spermienköpfchen (Abb. 2) stumpfer als bei *P. tatricus*. Baculum (Abb. 3) 2,05—2,30 mm lang und 1,05—1,20 mm breit, proximal gekerbt, distal nicht verbreiternd auslaufend. Die Baculumform ist ein gutes Hilfsmittel zur Unterscheidung sympatrischer *subterraneus* und *tatricus*. Zur sicheren Identifikation genügen zwei Maße. Allerdings sind die typischen Merkmale bei jüngeren Tieren noch undeutlich (Hrabé und Polách).

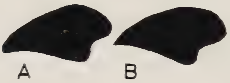


Abb. 2. Spermienköpfchen A von *P. subterraneus*, B von *P. tatricus*. Nach Šebek aus Kratochvil (1970 b).

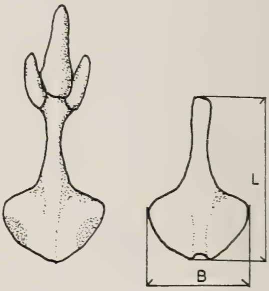


Abb. 3. Os penis von *P. subterraneus* nach Langenstein-Issel (links); rechts Baculum nach Hrabé und Polách; L = Länge, B = Breite.

S c h ä d e l : Flach und wenig gewölbt, so daß das Rückenprofil annähernd gerade erscheint. Die Prämaxillaria überragen caudal deutlich die Nasalia, die Frontalia schieben oral keinen keilförmigen Zwickel zwischen Nasalia und Praemaxillaria (Kratochvil 1970 b; Saint Girons 1971 — Abb. 5). Diastema relativ länger als bei *P. multiplex*, aber kürzer als bei den stärker wühlenden, südlichen Arten. Die oberen Schneidezähne stehen annähernd senkrecht zur Schädellängsachse (orthognath). Die Mandibeln sind in Ansicht von caudal seitwärts nicht ausgebuchtet (Abb. 4).

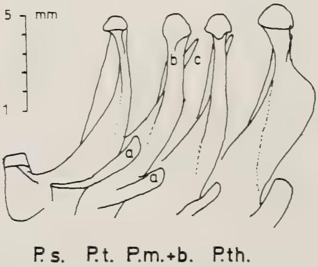


Abb. 4. Rechte Mandibeln von caudal. P. s. = *P. subterraneus*, P. t. = *P. tatricus*, P. m. + b. = *P multiplex* und *P. bavaricus*, P. th. = *P. thomasi*; a = Processus angularis, b = Proc. articularis, c = Proc Coronoideus. Aus Kratochvil 1970 b.

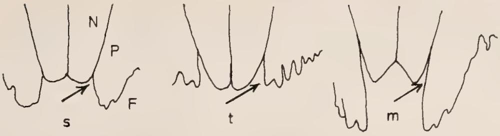


Abb. 5. Grenze zwischen Nasalia (N), Praemaxillaria (P) und Frontalia (F) bei s = *P. subterraneus*, t = *P. tatricus* und m = *P. multiplex* und *P. bavaricus* (nach Kratochvil 1970 b).

Molaren: M^3 länger als M^2, gewöhnlich in der Normalform (Abb. 1). Die Zahl geschlossener Dentinfelder kann 2—5 betragen, am häufigsten sind 3—4 abgeteilt. Der Lingualrand kann 3—4 Schmelzzacken besitzen. M^1 und M^2 liegen fast stets in der auch bei *Microtus arvalis* üblichen Form vor. Der Caudalteil des M_1 ist konstant ausgebildet, ausnahmsweise können die Dreiecke 1 und 2 verbunden sein. Der Kopf zeigt immer die Außen- und Innenzacke 6 und 7, die gelegentlich vollständig vom Oralteil abgeschnürt sind (*maskii-Form* — Abb. 6).

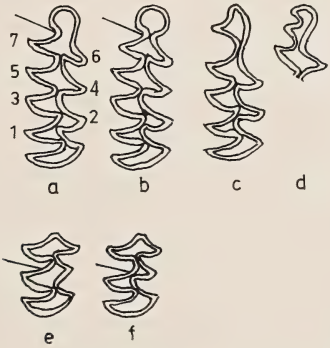


Abb. 6. Unterkiefermolaren von *Pitymys:* a M_1, Normalform; b M_1, *maskii*-Form; c M_1 von *P. gregaloides;* d M_1-Kopf von *P. schmidtgeni;* e M_2 mit 3 Feldern, f M_2 mit 4 Feldern (Normalform bei *P. subterraneus).*

Postcraniales Skelett: Geschlechtsunterschiede am Becken nach Peshev et al. deutlich, mit relativ hohem Index (Pubislänge : größtem Vertikaldurchmesser bei 9 ♂ 1,28 [s = 0,06], bei 9 ♀ 1,63 [s = 0,08]). Wirbelzahlen (n = 3 Tiere aus Bonn): cervical 7, thoracal 13, lumbal 6—7 (1 × 6), sacral 4, caudal 16.

Nr.	sex	Mon.	K+R	Schw	HF	Gew	Cbl	Zyg	Dia	Iob	Occ	Nasalia L	B	OZR	UZR
889	♀	10.	84	31	13,8	16	21,5	12,9	6,4	3,7	10,6	—	3,0	5,7	5,4
985	♀1	9.	85	36	14,5	20	21,9	13,5	6,9	3,9	11,2	6,1	2,9	5,8	5,8
986	♀	9.	80	31	14	14	21,0	12,4	5,7	4,0	—	5,4	2,6	5,2	5,5
998	♀	9.	75	32	14,5	15,5	21,6	12,6	6,2	3,7	10,4	5,8	2,7	5,5	5,9
999	♂	9.	77	30	14,5	13,7	21,1	12,8	5,6	4,0	10,5	5,6	2,6	5,6	5,5
1000	♀	9.	72	33	14,2	14	20,8	12,6	5,9	3,8	10,6	5,6	2,6	5,4	5,3
1001	♂	9.	82	31	14,3	14,8	21,5	12,7	6,0	3,7	10,7	5,6	2,6	5,6	5,4
1002	♂	9.	84	33	15	16	21,6	13,1	6,1	3,8	10,6	5,9	2,7	5,7	5,5
1003	♂	9.	75	30	14,3	16,5	21,9	13,6	6,4	3,7	11,1	6,1	2,9	5,5	5,6
1004	♀s	9.	85	32	14	17	—	—	6,0	—	—	5,6	3,0	5,6	5,3
1006	♀s	9.	78	35	14,5	17	21,5	13,0	6,0	3,6	10,6	5,7	2,6	5,8	5,4
1008	♀s	9.	82	33	14,0	18	21,1	13,4	6,1	3,7	10,8	5,7	2,7	5,3	5,4
1009	♂	9.	82	30	14,8	19	22,4	14,0	6,5	3,8	11,3	6,0	2,8	5,5	5,8
1010	♂	9.	85	34	14,8	20	22,4	13,9	6,4	3,8	11,3	6,0	2,9	5,7	5,7
1011	♀1	9.	86	32	13,5	20,2	21,8	13,7	6,3	3,6	11,2	5,8	2,7	5,5	5,8
1020	♂	9.	78	29	14,6	16,5	21,7	13,3	6,0	4,0	10,8	5,5	2,6	5,8	5,5
1021	♀	9.	68	31	14,0	14,3	21,2	12,8	6,3	4,0	10,9	5,4	2,7	5,2	5,4
1022	♂	9.	88	31	14,4	18,8	22,7	13,8	6,7	3,8	11,2	6,1	2,9	5,7	6,2
1023	♂	9.	88	29	14,7	17,4	22,0	13,9	6,6	4,0	11,3	5,7	2,7	5,6	5,5
1035	♂	9.	86	33	14,6	18,0	21,6	13,7	6,8	3,8	11,1	5,8	2,7	5,6	5,6
1038	♀	9.	72	32	14,3	13,4	20,7	12,3	5,6	3,8	10,3	5,5	2,5	5,6	5,3
1052	♂	9.	65	35	15	12,5	21,4	12,9	6,2	3,8	10,8	5,7	2,6	5,7	5,9
1053	♀	9.	72	31	14,7	14,2	21,4	12,4	6,1	3,5	10,5	5,6	2,5	5,6	5,5
1066	♂	9.	94	35	15,2	21,1	23,0	14,3	7,1	3,9	11,5	6,6	3,0	6,0	5,8

Tabelle 1: Maße von *Pitymys subterraneus* aus Bonn. Coll. J. Niethammer. Mon. = Fangmonat, Nr. = Sammlungsnummer, sex = Geschlecht (Zahl hinter ♀ Embryonenzahl bei graviden Tieren, s = säugend), K+R = Kopfrumpflänge, Schw = Schwanzlänge, HF = Hinterfußlänge, Gew = Gewicht in g, Cbl = Condylobasallänge, Zyg = zygomatische Breite, Dia = oberes Diastema, Iob = Interorbitalbreite, Occ = Occipitalbreite, Nasalia L = Länge der Nasalia, B = Breite der Nasalia, OZR = Länge der Oberkiefermolarenreihe, UZR = Länge der Unterkiefermolarenreihe. Alle Längen in mm.

Verbreitung: Gemäßigte Westpaläarktis (Karte 1), ostwärts bis 40° e L, zwischen 41° und 53° in NS-Richtung. Isolierte, nördlicher gelegene Fundpunkte (bei Stade, auf Rügen, bei Kolberg, wie einzelne Orte in der UdSSR nach Bobrinskij et al.) beruhen zum Teil auf Gewöllnachweisen und bedürfen deshalb der Bestätigung.

Inselvorkommen sind bisher nicht bekannt. Der Bestand im Zentralmassiv *(P. s. capucinus)* ist nach Spitz et Saint Girons gegen das übrige Areal isoliert. Wie weit andere Südrandpopulationen abgetrennt sind,

Nr.	Molarenlängen M^1	M^2	M^3	M_1	M_2	M_3	Mand	Fori	Bull	Shb	Shs	Ges	Hkl	Felder M^3
889	1,90	1,55	1,70	2,60	1,40	1,30	13,3	4,0	6,1	7,5	6,0	11,1	11,8	4/5
985	1,88	1,46	1,75	2,50	1,46	1,40	13,0	4,0	6,9	7,7	6,3	10,9	11,9	3/4
986	1,75	1,48	1,55	2,40	1,40	1,26	12,8	3,7	6,4	8,1	6,2	10,5	—	3–4/3–4
998	1,90	1,46	1,67	2,52	1,36	1,36	13,6	3,8	6,7	7,5	6,3	11,0	12,0	3/4
999	1,88	1,53	1,70	2,50	1,40	1,32	12,8	3,5	6,2	8,0	6,1	10,6	12,4	4/5
1000	1,78	1,50	1,50	2,44	1,40	1,18	13,1	3,4	6,0	7,6	6,3	10,4	11,8	4/4
1001	1,90	1,53	1,55	2,46	1,40	1,25	13,4	3,7	6,0	8,0	6,3	10,6	12,0	4/4
1002	1,92	1,50	1,60	2,58	1,40	1,33	13,4	3,7	6,0	8,0	6,7	11,1	12,2	3/3
1003	1,95	1,60	1,75	2,60	1,45	1,45	13,1	3,5	6,5	7,7	6,2	10,8	11,5	3–4/4–5
1004	1,93	1,57	1,70	2,56	1,40	1,35	13,2	3,6	—	—	—	10,8	—	3–4/3–4
1006	1,80	1,60	1,67	2,44	1,40	1,33	13,2	3,5	6,7	7,9	6,3	10,8	12,5	3/4
1008	1,80	1,57	1,57	2,51	1,40	1,33	12,8	3,4	6,0	7,7	6,3	10,6	11,4	3/3
1009	1,88	1,60	1,74	2,72	1,46	1,40	13,6	3,9	6,7	7,8	6,3	11,3	11,9	4/4
1010	1,95	1,64	1,70	2,65	1,46	1,38	13,5	3,6	6,4	7,7	6,4	11,2	12,0	4/4
1011	1,80	1,57	1,62	2,44	1,46	1,38	13,3	3,6	6,7	7,9	6,4	11,3	11,9	4/4
1020	1,90	1,53	1,67	2,50	1,44	1,26	12,8	3,6	6,0	8,2	6,9	10,7	12,5	4/4
1021	1,85	1,46	1,53	2,55	1,40	1,22	12,6	3,4	6,3	8,3	6,6	10,3	12,2	4/4
1022	1,88	1,60	1,87	2,60	1,45	1,45	13,8	3,9	6,4	8,1	6,5	11,5	12,2	4/5
1023	1,90	1,56	1,60	2,55	1,40	1,33	13,2	3,7	6,4	8,2	6,7	11,5	12,0	4/5
1035	1,85	1,64	1,68	2,65	1,42	1,33	13,3	3,7	6,1	8,0	6,8	10,7	11,7	4/4
1038	1,80	1,46	1,53	2,44	1,32	1,27	12,8	3,7	5,8	7,6	6,3	9,8	12,2	4/4
1052	1,85	1,53	1,75	2,65	1,40	1,35	13,5	3,5	6,2	7,6	6,2	10,8	12,2	4/4
1053	1,80	1,48	1,60	2,44	1,36	1,30	13,0	3,7	6,4	7,5	6,3	10,6	12,7	4/4
1066	1,95	1,60	1,77	2,50	1,50	1,50	14,6	4,0	6,6	8,0	6,3	11,7	12,8	3/4–5

Tabelle 2: Maße von *Pitymys subterraneus*, gleiche Tiere wie Tab. 1. Molarenlängen: größte Länge in Richtung der Schädellängsachse zwischen den Kauflächenrändern; Mand = Mandibellänge, Fori = Länge der Foramina incisiva, Bull = Länge der Gehörkapseln, Shb = Schädelhöhe über den Bullae, Shs = Schädelhöhe über der Synchondrosis sphenoccipitalis, Ges = Länge des Gesichtsschädels vom caudalen Palatinumrand zum Caudalrand der I^1-Alveolen, Hkl = Hirnkapsellänge vom oberen Rand der Siebbeinplatte zum Occipitale über dem Foramen magnum. Felder M^3: Anzahl abgeschnürter Dentinfelder am M^3 links und rechts durch / getrennt. Übergangszustände werden durch die möglichen Alternativen gekennzeichnet. 3/4—5 heißt also: links 3 Dentinfelder, rechts Übergangsform zwischen 4 und 5 abgeschnürten Dentinfeldern.

bedarf weiterer Untersuchung. Im Süden ist die Grenze noch unvollkommen geklärt, weil die Abgrenzung gegenüber verwandten Arten *(liechtensteini, multiplex)* nur auf Grund des Karyotyps einwandfrei möglich ist. Gesichert ist jedenfalls, daß *P. subterraneus* in Jugoslawien südwärts bis ins Kopaonik- und Sara-Gebirge hinein vorkommt (Petrov und Zivkovic). Das Material aus Griechenland gehört bis auf den thrazischen Fund zu *P. atticus,* der sich auf Grund des M^3 leicht von *subterraneus* unterscheiden läßt. Problematisch bleibt vorerst die Verteilung von *multiplex* und *subterraneus* im übrigen Jugoslawien. Für Norditalien haben Untersuchungen von Malec, Storch, Krapp und Winking (mdl.) ergeben, daß zwar überwiegend *multiplex* vorkommt, vereinzelt aber im gleichen Gebiet *P. subterraneus.* Nach einer morphologischen Analyse des Materials aus dem ungarischen Nationalmuseum (Franke) ist in Ungarn *P. subterraneus* die vorherrschende Art, daneben aber wahrscheinlich auch *P. multiplex* und/oder *P. tatricus* vorhanden.

Fundpunkte (Karte 1): Die Grenze für Frankreich wurde nach Spitz et Saint Girons, für die UdSSR nach der Punktkarte von Bobrinskij et al. gezeichnet. Die übrigen Grenzpunkte [Autor in( )] sind folgende:

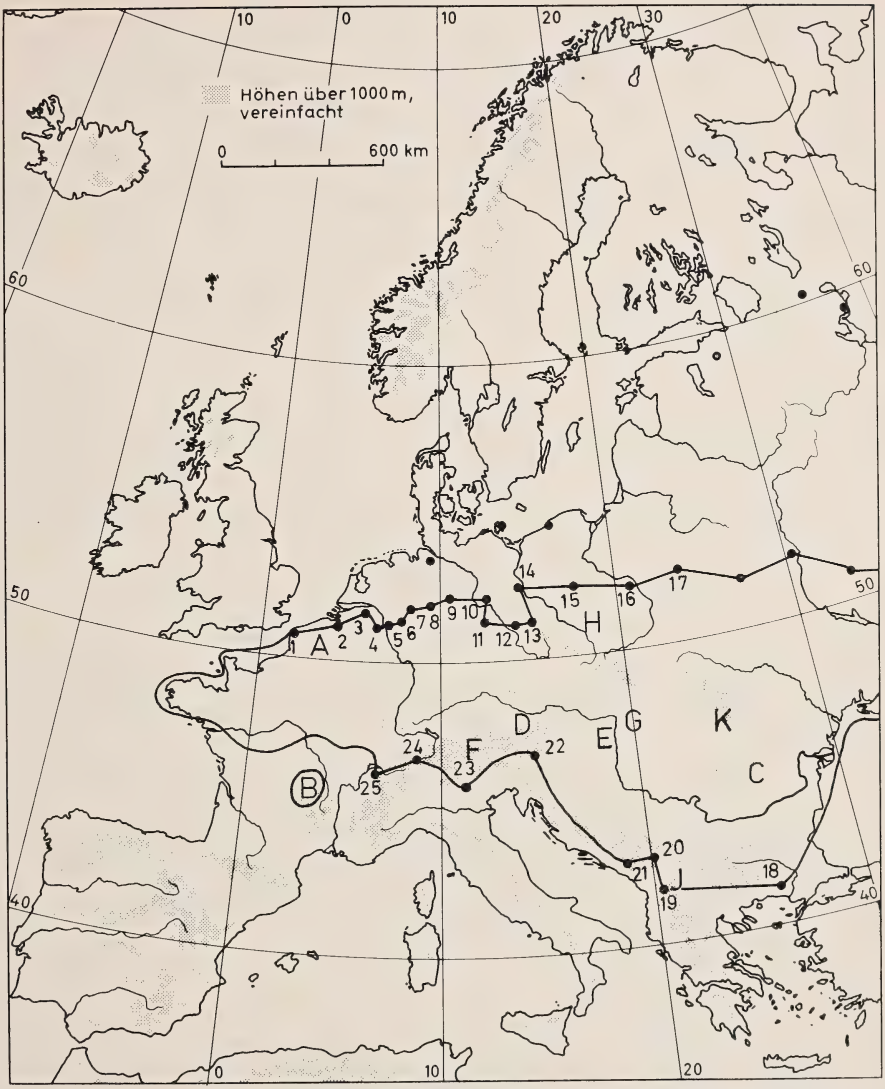
1 Cap Gris Nez (Saint Girons et Morris)
2 Ostflandern (Bernard)
3 bei 's-Hertogenbosch (Karte de Vries)
4 Straelen bei Wachtendonk (Gewöllfunde J. N.)
5 Brünen bei Wesel (Balg, unpubl., J. N.)
6 Castrop-Rauxel (Zabel)
7 Münster i. W. (Zabel)
8 Hameln (Zabel)
9 Wolfsburg (Tenius)
10 Wittenberg (Bohlken und Reichstein)
11 Leipzig (Grummt)
12 Dresden (Grummt)
13 Görlitz (Grummt)
14 Frankfurt/Oder (Grummt)
15 Posen (Wasilewski)
16 Warschau (Wasilewski)
17 Bialowieza bei Bialystok (Wasilewski)
18 bei Esymi, Evros, Thrazien (Ondrias)
19 Sara-Gebirge (Petrov und Zivkovic)
20 Kopaonik-Gebirge (Petrov und Zivkovic)
21 Durmitor (v. Lehmann 1959)
22 Vellacher Kocna (Bauer 1962)
23 Monti Lessini, 20 km n Verona (Krapp mdl.)
24 St. Gotthard (Meylan)
25 Col de Bretolet (Meylan)

Die Zugehörigkeit der Belege von 17, 19, 20, 23, 24 und 25 ist karyologisch gesichert.

(Die aufgeführten Autoren sind, um das Literaturverzeichnis nicht übermäßig anschwellen zu lassen, nicht notwendig die Entdecker oder solche, die einen Fundort erstmals publiziert haben.)

Terrae typicae (Karte 1): Aufgeführt mit lateinischen Großbuchstaben:

A *P. s. subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836): Waremme/Lüttich.
B *P. s. capucinus* Miller, 1908: bei Salon de Capucin, Mont-Dore, Puy-de-Dôme, 1300 m.
C *P. s. dacius* Miller, 1908: Gageni, Prahova, Karpatenfuß nordwestlich Bukarest.
D *P. s. kupelwieseri* Wettstein, 1925: Lunz, Niederösterreich.
E *P. s. hungaricus* Ehik, 1926: Budafok bei Budapest.


Höhen über 1000 m, vereinfacht
0
600 km
10
0
10
20
30
60
50
40
0
10
20
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
A
B
C
D
E
F
G
H
J
K

Karte 1. Areal von *P. subterraneus.* Verzeichnis der Randpunkte (arabische Ziffern) s. Text; die Großbuchstaben entsprechen der Liste von Unterart-Terrae-typicae im Text.

F *P. s. incertoides* Wettstein, 1927: Gschnitztal, Nordtirol.
G *P. s. matrensis* Ehik, 1930: Matra, 940—1000 m.
H *P. s. atratus* Stein, 1931: Distrikt Trebnitz, Schlesien.
J *P. s. mustersi* V. et E. Martino, 1937: Korab-Berge, 1300 m.
K *P. s. klozeli* Ehik, 1942: Dregus, Kelemen-Gebirge, Siebenbürgen.

Merkmalsvariation: Geschlechtsdimorphismus: Coxae s. Skelett. Kratochvil (1970 b) fand für das Tatra-Gebiet signifikant schwach höhere ♂-Werte für Zyg und Hirnschädelbreite zwischen den Gehörkapseln:

	♂			♀				
	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	Diff.	t
Zyg	67	13,29	0,39	50	13,08	0,45	0,21	2,68
Hirnkapselbr.	65	11,02	0,25	50	10,84	0,30	0,18	3,32

Die folgenden Maße ergaben hingegen bei ähnlich großen Serien von Vorjahrstieren keinen Geschlechtsunterschied: Gew, K + R, Schw, HF, Ohrlänge, Augendurchmesser, Cbl, Zyg, Nasalialänge, Iob, Dia, OZR, postorbitale Schädelbreite, Shb.

Altersbedingte Veränderungen: Verläßliche Kriterien für die Abgrenzung Erwachsener gegenüber Jungen fehlen, noch mehr Anhaltspunkte für eine feinere Altersschätzung. Kratochvil (1970 b) beurteilt hierzu: stärkeres Vortreten der Jochbögen, Abflachung des Hirnschädels, Verlängerung des Rostrums, Schwinden der Schädelnähte. Tiere mit über 86 mm K + R und mehr als 13,5 g Körpergewicht betrachtet er als adult. Wie bei den Muriden allgemein sind HF und Iob bei selbständigen Tieren bereits weitgehend altersunabhängig, in geringerem Maße auch die Schwanzlänge, die deshalb mit zunehmendem Alter im Verhältnis zur K + R stetig abnimmt (Wasilewski). Jugendkleid düsterer als das Erwachsenenfell.

Jahreszeitlicher Wandel: Winterfell im Rheinland gewöhnlich dunkler und langhaariger als Sommerkleid (Niethammer), hingegen in Bialowies nur Haarlängen-, keine Farbunterschiede (Wasilewski). Je nach Winterhärte vorübergehend Wachstumsstop und Abflachung des Hirnschädels (Tab. 3).

		1955/56		1958/59	
Jahreszeit		$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n
1. Jahr:	5.—8.	6,24	12	6,00	2
	9.—12.	—	—	6,44	5
2. Jahr:	1.—4.	5,58	4	6,34	33
	5.—8.	5,80	4	6,33	42

Tabelle 3: Schädelhöhe über den Bullae bei hartem Winter (1955/56) und mildem Winter (1958/59) von *Pitymys subterraneus* in Bialowies. Im ersten Fall deutliche Drepression und insgesamt geringere Werte, im zweiten Fall keine winterliche Abnahme und insgesamt beträchtlich höhere Werte. Auch der unterschiedliche Materialumfang dürfte auf den unterschiedlichen Winterbedingungen beruhen. Aus Wasilewski.

Ökologisch bedingte Unterschiede: Labortiere wurden in Bialowies deutlich größer als Freilandfänge: Cbl im Freiland bei n = 817 maximal 23,2 mm, bei Laborzuchttieren maximal 24,2 mm (Wasilewski).

Geographische Variation und Unterarten: Da verläßliche, gleichrangige Altersabschätzungen fehlen und relativ altersunabhängige Maße wie HF und Iob nicht mit wünschenswerter Genauigkeit zu erhalten sind, ist die Angabe von Höchstwerten aus verschiedenen Populationen gerechtfertigt. Hier zeigen Cbl und Gewicht eine bemerkenswerte Konstanz, wenn man zugleich den Umfang der Serien in Rechnung stellt. Die Gebirgspopulationen dürften etwas langschwänziger sein (Tab. 4).

Gebiet	n	Cbl	Gew	Schw	Zyg	Autor
Bialowies	ca. 800	23,2	24	33	13,6	Wasilewski
Bonn	ca. 30	23,0	21,1	36	14,4	J. N., unpubl.
Beskiden	ca. 60	23,9	—	36,5	—	Haitlinger
Hohe Tatra	ca. 400	23,7	27	38	14,2	Kratochvil 1970 b
Niedere Tauern	ca. 40	23,0	23	40	13,9	J. N., z. T. unpubl.
Vorarlberg (alle überwintert)	13	23,2	20,2	43	13,5	Bauer et al.

Tabelle 4: Höchstwerte einiger Maße in verschiedenen Populationen von *P. subterraneus*.

In den Niederen Tauern sind die Nasalia relativ schmäler als bei Bonn. Größte Breite in % der Länge in der Steiermark 37—45 % (n = 37), bei Bonn 42—51 % (n = 38). Westalpine Populationen haben ebenfalls breite Nasalia (Bauer et al.).

Von den Molaren können in verschiedener Form vor allem M^3, M_1 und M_2 auftreten. Obwohl sie durchaus geographisch variieren, wurden die Frequenzen verschiedener Schmelzschlingenvarianten bisher in keinem Falle kartiert. Die folgenden Feststellungen und Tab. 5 können als erste Hinweise dienen:

M^3-Form: Neben der Normalform, die weit vorherrscht, kann in seltenen Fällen auch die für andere Arten typische *simplex*-Form (s. Artenschlüssel) auftreten, so bei Frankfurt/Oder in etwa 50 % der Fälle, im Rheinland nur einmal bei n = 50, in Bialowies ebenfalls selten (Wasilewski), in der Hohen Tatra bei weniger als 1 %, in den Niederen Tauern bei n = 40 keinmal.

Die Zahl geschlossener Dentinfelder wechselt je nachdem, ob die Felder 2 und 3 voneinander getrennt sind sowie Feld 4 vom Rest des Caudalteils (Abb. 1). Für die Tatra-Population wurden in 78,8 % der Fälle nur 3 Felder gezählt, und eine ähnliche Häufigkeit fand ich in den Niederen

Tauern. Hingegen haben im Rheinland 76 % von n = 72 mehr als 3 Dentinfelder am M^3 (Tab. 5).

	M^3 Felderzahl in %					M_1 % *maskii*		M_2 Felderzahl in %		
Gebiet	2	3	4	5	n		n	3	4	n
Tatra (Kratochvil)	—	78,8	13,6	7,6	475	—	—	—	—	—
Bonn	2,9	21,2	58,7	17,3	52	21,6	51	10,8	89,2	51
Niedere Tauern	—	72,5	18,0	9,5	42	13,9	36	32	68	36

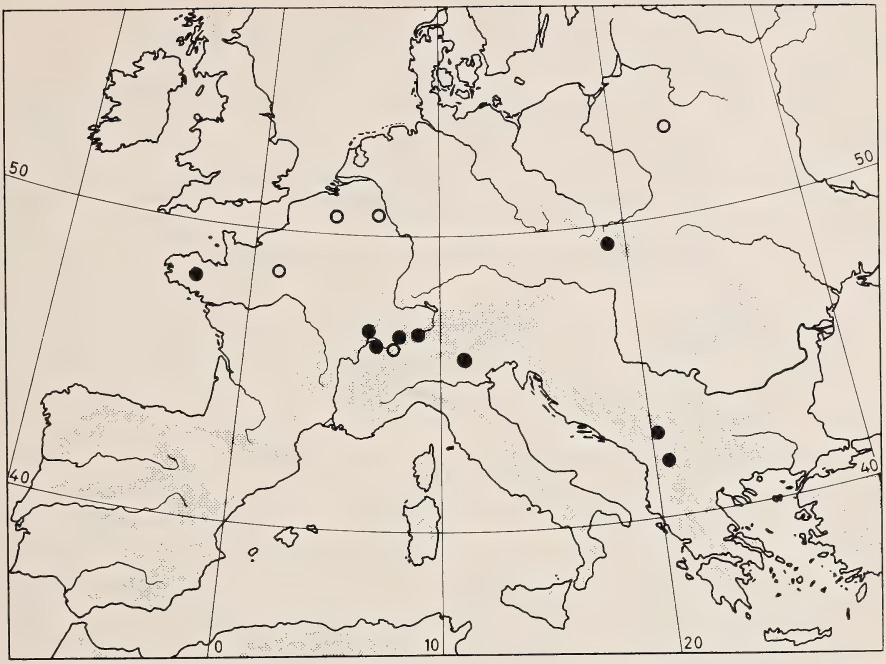
Tabelle 5: Häufigkeit einiger Molarenvarianten in verschiedenen Populationen von *P. subterraneus*. (s. Abb. 1, 6).

M_1-Form: Der Kopf steht gewöhnlich mit den beiden folgenden Feldern in offener Verbindung, kann aber auch abgeschnürt sein und dann ein eigenes Feld bilden (entsprechend der *maskii*-Form bei *Microtus arvalis*). Die Häufigkeit von *maskii* war im Rheinland mit 21,6 % höher als in den Niederen Tauern (13,9 %).

M_2-Form: Gewöhnlich ist das Mittelfeld geteilt, die Zahnoberfläche besitzt dann insgesamt 4 Felder. Nicht selten besteht aber eine offene Verbindung zwischen den mittleren Schmelzdreiecken, so daß sich die Felderzahl dann auf 3 reduziert. Diese Variante ist mit 32 % in den Niederen Tauern deutlich häufiger als mit knapp 11 % im Rheinland. Insgesamt ist für M^3, M_1 und M_2 im Rheinland die Tendenz stärker, mehr getrennte Schmelzflächen zu schaffen.

Färbung: Die alpinen Populationen sind deutlich dunkler als die meisten übrigen. Hingegen fand Kratochvil (1969) keinen wesentlichen Unterschied zwischen Bälgen aus Frankreich, Böhmen und dem Tatra-Gebiet. Ein weiteres Zentrum verdunkelter Formen liegt in Schlesien (ssp. *atratus* Stein), das Kratochvil anhand von Material von Jesenik bestätigt.

Karyotyp: Die Chromosomenzahl 2 n = 52 wurde bisher in der Bretagne (1), der Schweiz (25), Norditalien (2), in den Westkarpaten (?), den rumänischen Karpaten (?) und Südjugoslawien (8) gefunden, 2 n = 54 in Nordfrankreich (1), Belgien (1), bei Bonn (2), im Wallis in der Schweiz (1) und in Bialowies (1). In ( ) die Anzahl der jeweils untersuchten Tiere. Die Daten sind Kral, Meylan, Petrov, Raicu und Duma und Zivkovic entnommen, die für Bonn und Norditalien nach mdl. Mitt. durch Krapp und Winking. Offensichtlich sind große, zusammenhängende Gebiete von Tieren ein und desselben Karyotyps besiedelt (Karte 2). Im großen und ganzen finden sich im Süden 52, im Norden 54 Chromosomen. Tiere verschiedenen Karyotyps wurden von Meylan erfolgreich gekreuzt. Im Freiland sind solche Bastarde jedoch bisher nicht gefunden worden.



Karte 2. Herkunft von *Pitymys subterraneus* mit untersuchtem Karyotyp. Weiße Kreise: 2 n = 54 Chromosomen; schwarze Kreise: 2 n = 52 Chromosomen.

Unterart-Gliederung: Ellerman and Morrison-Scott vereinigen unter *P. subterraneus* noch Formen, die auf Grund ihres Karyotyps wahrscheinlich 5 verschiedene Arten repräsentieren: *P. subterraneus, P. multiplex, P. majori, P. liechtensteini* und *P. schelkovnikovi.* Von den bei ihnen als valide Unterarten aufgeführten Namen dürften die folgenden auf *subterraneus* zu beziehen sein: *atratus, capucinus, dacius, ehiki, hungaricus, incertoides, kupelwieseri, klozeli, martinoi, matrensis, mustersi, nyirensis, subterraneus, transsylvanicus, ucrainicus, zimmermanni.* Stein (1931) hat schon gezeigt, daß *zimmermanni* Matschie, 1924, invalid ist; *ucrainicus* liegt außerhalb des behandelten Gebietes; *wettsteini* "no exact locality" dürfte Synonym einer der früher aus dem ehemaligen Ungarn beschriebenen Unterarten sein. Die Terra typica von *transsylvanicus* liegt der von *dacius* sehr nahe, so daß dieser Name ein Synonym von *dacius* sein dürfte; *ehiki* und *nyirensis* beziehen sich auf tschechoslowakische Orte und werden von den tschechischen Theriologen nicht anerkannt. Läßt man diese Namen fort, so verbleiben die in Karte 1 unter A—K eingetragenen Terrae typicae. Da die intraspezifisch geographisch variierenden Merkmale von *Pitymys subterraneus* bisher ganz ungenügend kartiert sind, muß das ebenso unzureichend begründete Verteilungsschema von Namen für die nomenklatorische Seite der ausstehenden Unterartrevision bereitgehalten werden. Die Validität der folgenden Unterarten erscheint bereits jetzt gesichert, ohne daß allerdings eine geographische Abgrenzung möglich wäre:

kupelwieseri (dunkler als *subterraneus,* schmälere Nasalia, überwiegend nur 3 Dentinfelder am M^3): Ostalpen,

incertoides (nach Bauer et al. so dunkel wie *kupelwieseri,* aber mit so breiten Nasalia wie *subterraneus*): Westalpen,

atratus (wesentlich dunkler als *subterraneus*): Schlesien.

Paläontologie: In Europa werden alle Funde wurzelloser M_1 mit offener Verbindung zwischen den Dreiecken 4 und 5 der Gattung *Pitymys* zugeschrieben. Zu welcher Art solche Zähne gehören, ist natürlich nicht zu klären. Allerdings treten im Mittelpleistozän (Kurtén; = Altpleistozän bei Heller, Janossy) M_1 mit fehlender Außenzacke 6 (s. Abb. 6) auf, wie sie rezent beispielsweise auch bei den zentralasiatischen *Microtus juldaschi* und *M. carruthersi* vorkommen. Bei den rezenten europäischen *Pitymys*-Arten fehlt diese Ausprägung. Diese frühen Formen, die trotz ähnlicher Zahngröße sicherlich nichts mit *P. subterraneus* und wahrscheinlich mit keiner rezenten europäischen *Pitymys*-Form zu tun haben, werden als *P. gregaloides* klassifiziert. M_1, die der Normalform rezenter *Pitymys* entsprechen, werden als *P. arvalidens* bezeichnet, ein *maskii*-Typ wird von Heller als *P. dehmi* neu beschrieben. Belege von Ungarn bis England nach dem Riss werden *P. subterraneus* zugeschrieben.

Für die Geschichte von *P. subterraneus* ist dabei wesentlich: frühestmögliches Auftauchen in Europa im Waalium, wahrscheinlich aber viel später. Sehr wahrscheinlich ist *P. subterraneus* im Spätpleistozän auch in England vorgekommen.

In der ungarischen Petenyi-Höhle löst an der Grenze Pleisto-Holozän eine im wesentlichen aus *Clethrionomys glareolus* und *P. subterraneus* bestehende Microtinenfauna spätpleistozäne Gesellschaften ab, in denen nacheinander *Dicrostonyx, Microtus nivalis, M. oeconomus, M. gregalis, M. arvalis* und *Arvicola* verschwinden (Janossy 1960). Pollenanalytisch ist dieser Übergang durch 70 % Birke, 15 % Linde, 10 % Tanne und 5 % Esche gekennzeichnet.

Ökologie: Biotop: Das Spektrum der besiedelten Lebensräume ist weit und reicht von feuchten Laubwäldern (Querceto-Carpinetum und Carpinetum in Bialowies, Wasilewski) über Windbrüche (Tatra-Gebiet, Kratochvil und Gaisler), Alm- und Bergwiesen bis zu Schrebergärten und Gemüsekulturen. Im Bergwald der Tatra ist die Art nur auf Windbrüchen häufig, kann sich hier aber in geringer Dichte auch in allen Folgegesellschaften bis zur Klimax der Succession (Sorbeto-Piceetum) halten, bei der *P. tatricus* sein Optimum erreicht. Danach dürfte *P. subterraneus* eine Charakterart feuchter, offener Landschaft, allerdings nicht von Sümpfen und

Mooren, im gemäßigten Klimabereich sein. Tatra und Bialowies vermitteln eine Vorstellung von ihrem ursprünglichen Lebensraum.

Die Häufigkeit ist einigermaßen mit der Niederschlagshöhe korreliert: größere Dichten in der Bretagne (Spitz et Saint Girons), den höheren Lagen der Mittelgebirge und Alpen. Ob die weitgehende Vikarianz zwischen *Microtus arvalis* und *P. subterraneus* die Folge von Konkurrenz oder unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen ist, läßt sich schwer beurteilen. Wahrscheinlich ist beides beteiligt. Jedoch ist *P. subterraneus* in den Fossilfunden im Vergleich zu anderen Microtinen nie sehr häufig, auch wenn Feldmäuse fehlen.

Im Nordteil des Areals steigt die Art bis auf Meeresniveau herab, im Süden ist sie auf höhere Gebirgslagen beschränkt. Wie weit hier zwischen verschiedenen sympatrischen *Pitymys*-Arten eine Vertikalgliederung besteht, bleibt noch zu klären. Höchstgelegene Fangplätze in den Alpen bei 2300 m (H. Schäfer und Wettstein).

Nahrung: Grummt (1960) fand in Sachsen zwischen den Zähnen gefangener Tiere und in den Gängen Reste von *Hieracium* sp, *Cirsium heterophyllum, Taraxacum officinale, Achillea millefolia* und *Meum athamanticum.* Langenstein-Issel notierte nach derselben Methode für die Bayerischen Alpen *Achillea millefolia, Alchemilla* sp., *Bellis perennis, Caltha palustris, Hieracium* sp., *Mentha* sp., *Myosotis* sp., *Ranunculus* sp., *Taraxacum officinale, Urtica dioica* und *Veronica beccabunga* als Futterpflanzen. In Belgien bevorzugt *P. subterraneus* in Kulturland unterirdische Pflanzenteile, nimmt aber auch in die Gänge gelegtes Getreide. Schäden an Möhren, Sellerie, Chikoree, Schwarzwurzeln und Kartoffeln machen sich hier gelegentlich bemerkbar. Daneben wurden auch unterirdische Wegerichteile verzehrt (Bernard).

Auf der Analyse von 133 Mägen aus den Monaten Juni bis September beruht die Darstellung Holisovas für den Tatra-Bergwald (Sorbeto-Piceetum):

Vegetative Teile von Samenpflanzen (ohne Juncaceae und Poaceae)	53,5 %
Poaceae und Juncaceae	15,5 %
Moose	10 %
Höhere Pilze	2 %
Niedere Pilze	0,5 %
Früchte der Himbeere	6,5 %
Früchte der Blaubeere	4 %
Lonicera-Früchte	1 %
nicht fleischige Früchte und Samen	3,5 %
Blüten	3,5 %

Von den grünen Pflanzenteilen sind Blätter am häufigsten, es folgen Stengel; am seltensten sind Wurzeln. Die Moose, wahrscheinlich vor allem *Polytrichum,* treten in Gestalt ihrer Blätter, Stengel und sogar Rhizoide auf. Unter den Samenpflanzen waren recht häufig: *Gentiana asclepiadea, Homogyne alpina, Hypericum maculatum, Chaerophyllum hirsutum, Oxalis acetosella, Urtica dioica* und *Veronica officinalis.* Die Blüten stammten meist von *Epilobium.* Insekten, deren Chitinreste sich ziemlich regelmäßig fanden, wurden vielleicht nur zufällig mitverzehrt. Im August gingen die vegetativen Pflanzenteile auf Kosten von Beeren und Blüten zurück. Die vielseitige Nahrung weicht in ihrer Zusammensetzung nur quantitativ von der von *P. tatricus* ab. So verzehrte *subterraneus* mehr heliophile Pflanzen, Gräser, Blüten und Wurzeln, hingegen weniger Stengel und Moose. Bei den Beeren neigt *subterraneus* mehr zu Himbeere, *tatricus* mehr zu Blaubeere.

Fortpflanzung: Geschlechtsreife in Gefangenschaft im Alter von 2—3 Monaten (Wasilewski). Im Einklang hiermit beteiligen sich junge ♂ und ♀ bereits im ersten Lebenssommer an der Fortpflanzung (Kratochvil 1969 a, 1970 a). Die Vermehrung wird vielfach auch im Winter nicht unterbrochen, so in Bialowies, wo vom 11.—2. von 21 ♀ 9 gravid waren, vom 3.—6. von 46 ♀ 27 und vom 7.—10. von 19 ♀ nur 3 (Wasilewski). Wintervermehrung berichtet auch Langenstein-Issel für die Bayerischen Alpen und Bernard für eine Population in belgischen Chikoree-Kulturen. Hingegen war die Vermehrung in Belgien sonst im Winter unterbrochen. Insgesamt scheint die Kurzohrmaus in ihrem Fortpflanzungsverhalten vom Jahreswechsel weniger beeinflußt zu werden als andere mitteleuropäische Microtinen. Tragzeit nach Langenstein-Issel etwa 21 Tage (n = 4). Gewöhnlich Postpartum-Oestrus. Bei der Zucht von Buchalczyk in Bialowies vergingen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Würfen, sofern nicht längere Pausen eingeschaltet waren:

Tage	20	21	22	23	24	25	26
n Fälle	2	0	7	17	31	16	5

Gewöhnlich warfen die ♀ 24—27 Tage nach erstmaliger Verpaarung.

Die Embryonenzahl ist gering und beträgt meist 2 oder 3, seltener 1 oder 4, ganz ausnahmsweise (zuverlässig nur je einmal im Freiland und in Gefangenschaft in Bialowies belegt) auch 5. Nur für die außerhalb des Gebiets lebende Unterart *ucrainicus* werden Zahlen bis zu 7 angegeben (Nowikow und Petrow 1953, nach Grummt 1960).

Tabelle 6: Embryonenzahlen in verschiedenen Populationen von *P. subterraneus.*

Herkunft	Embryonenzahl					n Würfe	x̄
	1	2	3	4	5		
Niedere Tauern (J. N.)	1	4	1	—	—	6	2,0
Sachsen (Grummt 1960)	1	4	7	1	—	13	2,6
Bialowies (Wasilewski)	2	13	22	4	1	42	2,7
Tatra (Kratochvil 1969 a)	7	40	23	1	—	71	2,3

In der Tatra und Bialowies war die mittlere Embryonenzahl im Frühjahr hoch und im Herbst geringer:

Tatra (Kratochvil 1969 a)

Monat	4.	6.	8.	9.
mittlere Embryonenzahl	2,00	2,38	2,25	1,78
n Würfe	3	39	20	9

Bialowies (Wasilewski)

Monate	11.—2.	3.—6.	7.—10.
mittlere Embryonenzahl	2,33	2,96	2,20
n Würfe	9	28	5

In Gefangenschaft lieferte ein ♀ innerhalb eines Jahres bis zu 10 Würfe (Buchalczyk). Aus dem Anteil gravider ♀ zu verschiedenen Jahreszeiten, der bekannten Tragzeit und der Tatsache, daß Trächtigkeit in den ersten 5 Tagen makroskopisch nicht feststellbar ist, schätzte Wasilewski die durchschnittliche jährliche Wurfleistung eines ♀ im Freiland in Bialowies auf 9 Würfe pro Jahr. Die geschätzte Nachkommenzahl betrüge hierfür 23 Junge.

Populationsdynamik: Anteil der ♀ in der Tatra nach Kratochvil 48,4 % (n = 475), in Bialowies nach Wasilewski 42,8 % (n = 1165), hier aber in Laborzuchten nach Buchalczyk 47,7 % (n = 132). Möglicherweise besteht eine geringe Fangselektion zugunsten der ♂. Das Geschlechtsverhältnis scheint nahe 1 : 1 zu liegen mit schwachem ♂-Übergewicht.

Das älteste ♂ wurde in Gefangenschaft 34, das älteste ♀ 22 Monate alt (Buchalczyk). Im Freiland ist im Tatragebiet die Lebenserwartung bei im Frühjahr geborenen ♂ mit 4—5 Monaten geringer als bei im Sommer Geborenen (12 Monate). Als Höchstalter schätzt Kratochvil hier (1970 a) 14 Monate. Offensichtlich wirkt die Teilnahme an der Fortpflanzung im ersten Sommer lebensverkürzend.

Die populationsdynamische Bedeutung möglicher Todesursachen ist unbekannt. Kurzohrmäuse werden von Eulen, Greifvögeln und Carnivoren ihrer Häufigkeit entsprechend erbeutet. Sie treten regelmäßig in Schleiereulengewöllen auf. Wettstein erlegte einen Fuchs, der mehrere *P. subterraneus* im Fang trug. Nach Kratochvil und Gaisler war in der Tatra vom 6.—9. 1963 die Häufigkeit von *P. subterraneus* konstanter als bei *Chlethrionomys glareolus, Sorex araneus* und *Apodemus flavicollis*. In den Niederen Tauern verhielten sich minimale und maximale Dichte in 4 aufeinanderfolgenden Jahren etwa wie 1 : 4 (Niethammer). Übervermehrungen wurden bisher nirgends festgestellt.

Jugendentwicklung: Augen bei der Geburt geschlossen, Ohrmuscheln anliegend. Die Spitzen der Körperhaare ragen höchstens 1/2 mm aus der Haut, die längsten Vibrissen sind 2—3 mm lang. Nach 4 Tagen richten sich die Ohrmuscheln auf. Die Haut ist dann durch intensive Pigmentbildung in den Wurzeln der wachsenden Haare bläulich. Mit 7 Tagen werden die Schneidezähne sichtbar. Mit 8 Tagen verdecken die Haare die Haut völlig. Die Vibrissen sind dann 7—8 mm lang. Die Augen öffnen sich am 12.—13. Tag.

Das Jugendhaar erscheint ventral und dorsal von cranial nach caudal fortschreitend und ist mit 12—14 Tagen komplett. Die erste Mauser, die bereits zu einem Alterskleid führt, setzte bei zwei Gefangenschaftstieren im Alter von 29 und 31 Tagen ein. Sie beginnt an den Vorderflanken und schreitet von dort zunächst an den Flanken caudad und zur Brust hin fort. Erst wenn das ganze Ventralhaar nach 8—10 Tagen gewechselt ist, greift sie dorsal zunächst auf den Nacken über, um sich von hier aus caudad und craniad auszudehnen. Die Dauer der Rückenmauser variiert stärker. 4 Tiere brauchten für den Haarwechsel 15, 23, 29 und 30 Tage. Das nun erreichte Alterskleid unterscheidet sich von den folgenden nicht mehr. Manche Tiere sind bereits vor Abschluß dieses Haarwechsels geschlechtsreif (Langenstein-Issel).

Im Gegensatz zu diesem ersten Haarwechsel verlaufen die späteren unregelmäßig und vielfach asymmetrisch. Langenstein-Issel fand in allen Monaten Tiere im Haarwechsel. 44,8 % der von ihr untersuchten Kurzohrmäuse zeigten irgendein Haarwechselstadium, woraus sie schließt, daß Zeiten der Mauserruhe mindestens so lang wie solche des Haarwechsels dauern. Vermutlich nehmen die Haarwechsel zeitlich und topographisch einen mit zunehmendem Alter immer unregelmäßigeren Verlauf. Der Wechsel der Jahreszeiten dürfte einen allenfalls schwach synchronisierenden Einfluß ausüben.

Als Kriterium für die Geschlechtsreife der ♂, die weder mit der Jugendmauser noch mit dem Wachstumsabschluß zusammenfällt, verwendet Kratochvil (1970 a) den größten Durchmesser der Testes und Vesikeldrüsen (gerader Abstand von der Wurzel bis zur distalsten Stelle):

	Testis	Vesikeldrüse
juvenil	1,5— 8,0 mm	1,0— 9,0 mm
adolescent	5 — 9 mm	5 —15 mm
adult	8 —11 mm	9 —18,5 mm

Verhalten: Aktivität: Im Sommer und Frühherbst kamen Kurzohrmäuse bei Tage alle 3—4 Stunden für jeweils 3—10 Min. zum Vorschein, bei Nacht hingegen 50—65 Min. (Smirnov 1962). Bezogen auf die Häufigkeit des Aktivwerdens besteht danach kein Tagnacht-Unterschied, und zu diesem Ergebnis kam auch Langenstein-Issel auf Grund von Fangkontrollen im Freiland in kurzen Zeitabständen. Vergleicht man aber die Aktivitätsdauer, so liegt das Gewicht in der Nacht, und man muß die Art als nachtaktiv bezeichnen. Besonders deutlich wird dies bei fortlaufender O_2-Registrierung (Gebczyński).

Aktionsraum: Bei n = 41 markierten Tieren fand Langenstein-Issel als maximale Entfernung zwischen Fangplätzen desselben Tieres 40 m. Nach ihr bilden Kurzohrmäuse Gesellschaften, deren Mitglieder kaum je in das Territorium einer anderen Gesellschaft überwechseln. Die Mitgliedszahlen betrugen 11, 8 und 6. Nach dem Altersaufbau zu urteilen kann es sich dabei jeweils um die Eltern mit den Jungen aus mehreren Würfen gehandelt haben. Wiederfänge nach 2 Monaten (4) und 3 Monaten (1) an der Markierungsstelle, hingegen keine in größerer Entfernung sind weitere Hinweise für die Ortsgebundenheit der Art.

Signale: Allein gehalten bleiben Kurzohrmäuse meist stumm. Zu mehreren lassen sie am Futter oder bei Begegnungen oft zwitschernde Zanklaute hören, im Nest leisere Töne mit weicherer Klangfarbe. Die Jungen rufen vom ersten Tag an mit hoher Stimme, die allmählich mit dem Heranwachsen in die tiefere Lage der Erwachsenen übergeht (Langenstein-Issel).

Paarige Hautdrüsen über der Kruppe — vergrößerte Talgdrüsenkomplexe —, die auch bei Erdmaus und Nordischer Wühlmaus vorkommen, fand von Lehmann (1966) bei einem *P. subterraneus*-♂ in schwacher Ausprägung.

Baue: Gänge meist dicht unter der Oberfläche mit zahlreichen Einschlupflöchern, die bei gleichmäßiger und höherer Siedlungsdichte zu einem unauflösbaren Labyrinth zusammenfließen können. Auf Almwiesen ohne Deckung fehlten oberirdische Laufgänge, bei dichter Krautschicht (Brennnesseln) waren sie vorhanden. In grobsteinigem Boden verlaufen die Gänge oft durch Gesteinsspalten. Die beim Graben anfallende Erde wird nicht über den Ausgängen aufgehäuft. Diese können aber, besonders bei Schnee und Regen, von innen her zugewühlt werden (Langenstein-Issel).

Oft werden Baue anderer Arten mitbenutzt. So hausten auf den Katzensteiner Wiesen im Erzgebirge Kurzohrmäuse in den Gängen von *Arvicola* (Grummt 1969), Langenstein-Issel fand ein von *Microtus agrestis* und *P. subterraneus* gemeinsam bewohntes Labyrinth, ich fing sie mehrfach an geöffneten Maulwurfsgängen.

Literatur

Bauer, K., *Microtus multiplex*, ein neues Säugetier der österreichischen Fauna. Ann. Naturhist. Mus. Wien 65 (1962), 71.

Bauer, K., F. Krapp und F. Spitzenberger, Säugetiere aus Vorarlberg. Ann. Naturhist. Mus. Wien 70 (1967), 55.

Bernard, J., Situation et dégats du Campagnol souterrain *Pitymys subterraneus* de Selys Longchamps. Parasitica 14 (1958), 58.

Bohlken, und H. Reichstein, 5. Klasse: Mammalia, Säugetiere, in: P. Brohmer, Fauna von Deutschland. 10. Aufl., Heidelberg: Quelle & Meyer 1969.

Buchalczyk, A., *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps 1835) under Laboratory conditions. Acta Theriol. 4 (1961), 282.

Franke, N., Die Gattung *Pitymys* in Ungarn. Symposium Theriol. II— Brno 1971 (Vortrag).

Gebczyński, M., Effect of Light and Temperature on the 24-Hour Rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longch.). Acta Theriol. 9 (1964), 125.

Grummt, W., Zur Biologie und Ökologie der Kleinäugigen Wühlmaus *Pitymys subterraneus* de Sélys-Longchamps. Zool. Anz. 165 (1960), 129.

— Zur Morphologie der Kleinäugigen Wühlmaus *(Pitymys subterraneus* de Sélys-Longchamps. Zool. Anz. 166 (1961), 26.

Haitlinger, R., *Pitymys* Mc Murtrie, 1931, from the Beskidi Zwiecki and the Sudetes. Acta Theriol. 15 (1970), 365.

Heller, F., Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abh. 107 (1958), 1.

Hertweck, M., Die Fellstruktur bei *Pitymys subterraneus, P. atticus* und *P. mariae.* Staatsexamensarbeit Bonn 1972.

Holisova, V., The food of *Pitymys subterraneus* and *P. tatricus* (Rodentia, Microtidae) in the mountan zone of the Sorbeto-Piceetum. Zool. listy 14 (1965), 15.

Hrabě, V., und J. Polách, The Bacula of *Pitymys tatricus* Kratochvíl, 1952, and *P. subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836) from the High Tatra Mts. Zool. listy 21 (1972), 145.

Kratochvil, J., Der Antritt des Vermehrungsprozesses der kleinen Erdsäugetiere in der Hohen Tatra. Zool. listy 17 (1968), 299.

— Der Geschlechtszyklus der Weibchen von *Pitymys subterraneus* und *P. tatricus* (Rodentia) in der Hohen Tatra. Zool. listy 18 (1969 a), 99.

— Haarkleid und Vibrissenfeld bei *Pitymys subterraneus* und *Pitymys tatricus* (Rodentia) aus der Hohen Tatra. Zool. listy 18 (1969 b), 295.

— Der Geschlechtszyklus der Männchen von *Pitymys subterraneus* und *Pitymys tatricus* (Rodentia) in der Hohen Tatra. Zool. listy 19 (1970 a), 1.

— *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia). Acta Sci. Nat. Brno 4 (1970 b), 1.

Kratochvil, J., und J. Gaisler, Die Sukzession der kleinen Erdsäugetiere in einem Bergwald Sorbeto-Piceetum. Zool. listy 16 (1967), 301.

Kratochvil, J., und B. Král, die Karyotypforschung als Weg zur Erkenntnis der Evolution europäischer Arten der Gattung *Pitymys*. Symposium Theriol. II — Brno 1971 (Vortrag).

Langenstein-Issel, B., Biologische und ökologische Untersuchung über die Kurzohrmaus (*Pitymys subterraneus* de Sélys-Longchamps). Pflanzenbau und Pflanzenschutz 1 (1950), 145.

Lehmann, E. v., Kleinsäuger aus Montenegro. Bonn. zool. Beitr. 10 (1959), 1.

— Über die Seitendrüsen der mitteleuropäischen Wühlmäuse der Gattung *Microtus* Schrank. Z. Morph. Ökol. Tiere 56 (1966), 436.

Meylan, A., Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). (Note Préliminaire). Rev. Suisse Zool. 77 (1970), 562.

Niethammer, J., Über die Säugetiere der Niederen Tauern. Mitt. zool. Mus. Berlin 36 (1960), 407.

Peshev, T., S. Simeonov, K. Kovachev und T. Minkov, A Comparative Examination of the Hind Belt (Os coxae) in Rodents (Rodentia, Mammalia). Bull. Inst. Zool. Mus. 32 (1970), 265 (Russisch mit engl. Zusammenfassung).

Raicu, P., and D. Duma, Chromosome complement and systematic position of a Romanian species of the Genus *Pitymys*. Rev. Roumaine Biol., Sér. Zool., 16 (1971), 347.

Saint Girons, Ch., Notes sur les Mammifères de France XI. — Un nouveau critère morphologique à la distinction des espèces du genre *Pitymys* en France: La forme des sutures nasal-frontal-prémaxillaire. Mammalia 35 (1971), 202.

Saint Girons, M. C., et P. Morris, Notes sur les Mammifères du Boulonnais (nord de la France). Mammalia 34 (1970), 93.

Schaefer, H., Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna Tirols. Z. Säugetierk. 10 (1935), 154.

*Smirnov, P. K., Nekotorye ekologo-fizjologićeskih osobennosti evropeskoi zemlanoi polevki. Vestn. Leningrad. Univ. 21 (1962), 72.

Spitz, F., et M. — C. Saint-Girons, Etude de la Repartition en France de quelques Soricidae et Microtinae par l'analyse des pelotes de rejection de *Tyto alba.* Terre et Vie (1969), 246.

Stein, G., Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Säuger. Mitt. Zool. Mus. Berlin 17 (1931), 273.

Vries, H. de, Aperçu et Nouvelles Données sur la répartition géographique de quelques Mammifères aux Pays-bas. Mammalia 24 (1960), 273.

Wasilewski, W., Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus, *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps 1835). Acta Theriol. 4 (1960/61), 185.

Wettstein-Westersheim, O., Beiträge zur Säugetierkunde Europas II. Arch. Naturgesch. 92 (1927), 64.

Zabel, J., Beitrag zum Vorkommen der kleinen Wühlmaus *(Pitymys subterraneus* de Sélys-Longchamps) in Westfalen. Natur und Heimat 18, (1958), 1.

---

*) nicht eingesehen.

Die folgenden (und wahrscheinlich auch ein Teil der vorher aufgeführten) Zitate gehören ins allgemeine Literaturverzeichnis:

Bobrinskij, N. A., B. A. Kuznezov und A. P. Kuziakin, Säugetiere der UdSSR. Moskau 1965 (Russisch).

Ellerman, J. R., and T. C. S. Morrison-Scott, Checklist of Palearctic and Indian Mammals. British Museum Trustees, London 1951.

Jánossy, C., Nacheiszeitliche Wandlungen der Kleinsäugerfauna Ungarns. Zool. Anz. 164 (1960), 114.

— Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kövesvárad bei Répáshuta (Bükk-Gebirge). Ann. Historico-Nat. Mus. Nat. Hungarici 55 (1963), 109.

— Letztinterglaziale Vertebraten-Fauna aus der Kálmán-Lambrecht-Höhle (Bükk-Gebirge, NO-Ungarn) II. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 10 (1964), 139.

— Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A Geol. Paläont. 14 (1969), 367.

Kurtén, B., Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson, 1968.

Miller, G. S., Catalogue of the Mammals of Western Europe. British Museum Trustees: London 1912.

Ondrias, J. C., The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. Säugetierk. Mitt. 14 (1966), Sonderheft.

Tenius, K., Bemerkungen zu den Säugetieren Niedersachsens. Beitr. Naturk. Niedersachsens 6 (1953), 33, 74, 97 und 7 (1954), 1, 33, 65.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. J. Niethammer, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Zool. Institut.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter

Social calls of juvenile vampire bats *(Desmodus rotundus)* and their mothers

Von

U. SCHMIDT, Bonn

Neben den Ultraschall-Orientierungslauten geben Fledermäuse eine große Zahl niederfrequenter Laute von sich. Letztere dienen als soziale Kommunikationslaute im Rahmen des Aggressions- und Sexualverhaltens und zum Erkennen und Auffinden von Mutter und Kind. Kulzer (1962) hat die Stimmfühlungslaute der Jungtiere von *Tadarida condylura* beschrieben. Diese stoßen Pfeiflaute aus, wenn sie die Orientierungslaute einer Fledermaus der gleichen Gattung hören. Die Mutter wird dabei nicht individuell erkannt. Jungtiere von *Lyraderma lyra* besitzen ähnliche Stimmfühlungslaute (Novick 1958). Auch junge Flughunde (*Pteropus giganteus*) äußern Verlassenheitslaute, wenn sie von ihren Müttern getrennt sind, und Kontaktlaute bei der Aufnahme des Körperkontaktes (Nelson 1969; Neuweiler 1959). Bei *Lavia frons* konnten Wickler und Uhrig (1969) keine hörbaren Lautäußerungen der Jungtiere registrieren. Bei dieser Art stößt jedoch die Mutter einen Kontaktlaut aus, woraufhin das Jungtier die Mutter aufsucht.

Bei Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus*) sind noch keine sozialen Laute beschrieben worden, obwohl diese Tiere viele für das menschliche Ohr hörbare Lautäußerungen besitzen. In einer seit 1970 im Zoologischen Institut in Bonn gehaltenen Vampirkolonie wurden 1971 fünf Jungtiere geboren, von denen sich drei Tiere gut entwickelten. Im Rahmen anderer Untersuchungen wurden die sozialen Laute von 2 Jungtieren und ihren Müttern aufgezeichnet und analysiert. Die Registrierung erfolgte mit einem Sennheiser MKH 405 Mikrophon und einem Tonbandgerät Uher-Variocord, die Auswertung mit dem Oszillograph Tektronix 502 A und dem Sonograph Key-Electric 7029 A[1]). Die Jungtiere waren bei den Aufnahmen 6 (♀) und 9 (♂) Monate alt.

1. Die Laute der juvenilen Tiere

Wie Beobachtungen des Sozialverhaltens der Vampirfledermäuse gezeigt haben, zeichnen sich diese Tiere durch eine sehr lange Jugendentwicklung aus (Schmidt und Manske, in press). In einem Alter von 4 bis 5 Mona-

---

[1]) Herrn Prof. Dr. H. Schneider danke ich für die Überlassung der Geräte, Herrn U. Manske für seine Hilfe bei den Aufnahmen.

ten beginnen die Jungtiere Blut zu fressen, bleiben aber noch, bis sie 9 Monate alt sind, bei ihrer Mutter und saugen regelmäßig. Diese ausgedehnte Jugendzeit, die bisher bei keiner anderen Fledermausart beschrieben wurde, scheint mit der hohen Spezialisierung im Nahrungserwerb zusammenzuhängen. Die Tiere müssen lernen, ihre Beutetiere aufzufinden; außerdem scheint sich der Magen-Darm-Trakt erst im Laufe der Zeit von der Milch auf die Bluternährung umzustellen. Während Mutter und Jungtier gemeinsam auf Beutesuche ausfliegen, müssen Kontaktmechanismen wirksam sein, die den Zusammenhalt der beiden Tiere gewährleisten.

a) Verlassenheitslaut

Wird das Jungtier von seiner Mutter getrennt, so stößt es kurze Verlassenheitslaute aus. Diese Laute bestehen aus zwei Anteilen, wobei der erste Anteil meist höher frequent ist als der zweite. Bei dem ♀ Jungtier liegt die tiefste Frequenz des ersten Teiles zwischen 11,5 und 13 kHz (Abb. 1 A und Abb. 2), die des zweiten Teiles bei 8 bis 10 kHz, während die unterste Frequenz des ♂ Tieres 14 bis 16 kHz bzw. 9 bis 13,5 kHz beträgt (Abb. 1 B). Ist das Junge von anderen Vampiren lautisoliert, so werden die Rufe einzeln oder in kurzen Serien (2 bis 5 Laute) abgegeben. Hat es jedoch akustischen Kontakt zu seiner Mutter, so bestehen die Serien aus bis zu 40 Einzellauten. Beim ersten Laut einer Serie kann ein Lautanteil fehlen. Die Laute des ♀ Tieres dauern 27 bis 70 ms. Davon entfallen auf den ersten Anteil 10 bis 30 ms, auf den zweiten 7 bis 18 ms und auf die Pause zwischen

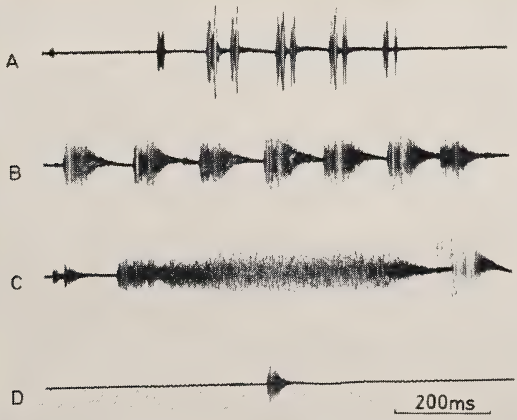


Abb. 1. Oszillogramme von *Desmodus*-Lauten.

A. Serie von Verlassenheitslauten von ♀ Jungtier
B. Serie von Verlassenheitslauten von ♂ Jungtier
C. Erkennungslaut von ♂
D. Stimmfühlungslaut einer Mutter

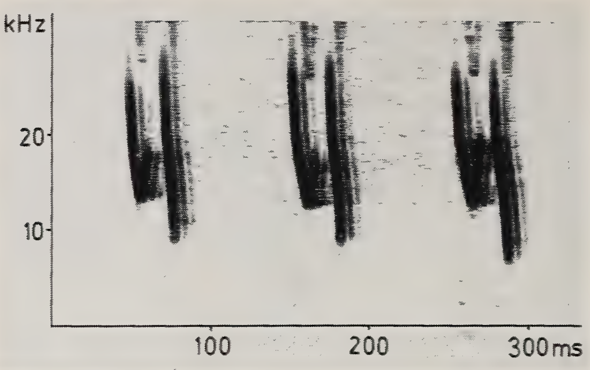


Abb. 2. Sonagram von 3 Verlassenheitslauten von ♀ Jungtier.

beiden Anteilen 7 bis 20 ms. Bei dem ♂ Tier kann die Dauer der Laute bis 190 ms betragen. Bei ihnen ist der erste Anteil meist kürzer (bis 55 ms) als der zweite (bis 135 ms), die Pause schwankt zwischen 0 und 35 ms. Bei Serien beträgt die kürzeste Pause zwischen den Einzellauten beim ♀ 50 ms und beim ♂ 20 ms.

b) Erkennungslaut

Haben die Jungtiere ihre Mutter erkannt, so geben sie einen langen Schnarrlaut von sich. Dieser Erkennungslaut wird in eine Serie von Verlassenheitslauten eingeschaltet und kann mehrmals wiederholt werden. Er wird regelmäßig ausgestoßen, wenn ein Jungtier nach längerer Trennung seine Mutter wiederfindet. Die Mutter kann dabei noch durch eine Tür von ihm getrennt sein. In einem Fall ließ das ♀ Tier diesen Ruf hören, als die Mutter 15 m von ihm entfernt den unten beschriebenen Stimmfühlungslaut äußerte. Dieser geräuschhafte Laut besitzt Frequenzen bis 22 kHz, seine Dauer beträgt 300 bis 800 ms (Abb. 1 C).

c) Kontaktlaut

Bei Körperkontakt mit der Mutter gibt das Junge sehr leise Kontaktlaute von sich. Es wird dabei von seiner Mutter meist beleckt und anschließend gesäugt. Diese kurzen ca. 15 ms dauernden Piepslaute konnten wegen ihrer geringen Intensität nicht analysiert werden (Abb. 4).

2. Die Laute der Mutter

Die Mütter lassen relativ selten hörbare Rufe vernehmen. Werden Mutter und Junges voneinander getrennt, stößt das Junge die Verlassenheitslaute aus, woraufhin die Mutter das Jungtier aufsucht, dieses beleckt und unter ihre Flügel nimmt. In einer Versuchssituation, als Mutter und Kind in 15 m voneinander entfernten Käfigen untergebracht waren, beantwortete die Mutter die Rufe des Jungen mit eigenen Stimmfühlungslauten.

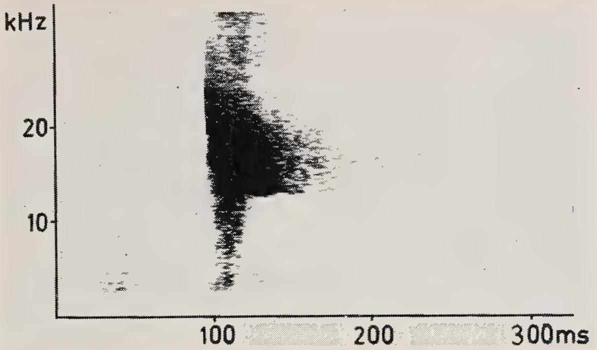


Abb. 3. Sonagram des Stimmfühlungslautes einer Mutter.

a) Stimmfühlungslaut

Dieser Einzellaut besitzt eine Dauer von 40 bis 50 ms, wobei die untere Frequenz bei 13 kHz liegt. Die Rufe werden in Abständen von 1 bis 7 sec ausgestoßen (Abb. 1 D und Abb. 3).

b) Kontaktlaut

Kontaktlaute werden von der Mutter nach einer Trennung vom Jungtier geäußert. Sie beschnuppert und beleckt dabei ihr Junges, das mit kurzen Piepsern darauf reagiert. Diese leisen, klanghaften Rufe sind sehr variabel. Sie haben eine Dauer von 50 bis 200 ms und bestehen aus einer Grundfrequenz von 6 bis 12 kHz und mehreren Obertönen (Abb. 4).

Diskussion

Die Bedeutung der Ultraschall-Orientierungslaute für die Kommunikation der Fledermäuse hat Möhres (1966) beschrieben. In Laborversuchen

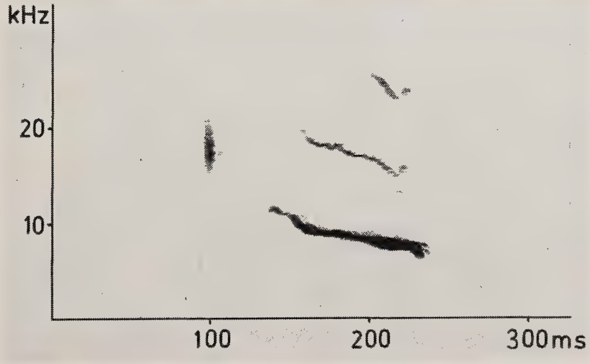


Abb. 4. Sonagram des Kontaktlautes einer Mutter. Davor Kontaktlaut des ♀ Jungtieres.

waren Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrumequinum*) in der Lage, ortende Artgenossen aufzufinden, auch wenn diese optisch isoliert wurden. Auch bei den Molossiden besitzen die Orientierungslaute eine soziale Funktion, wie Kulzer (1962) bei der Aufzucht von Jungtieren beobachten konnte. Hierbei war festzustellen, daß das Junge seine Mutter nicht an deren Rufen erkannte, sondern Stimmfühlungslaute bei jeder sich nähernden Fledermaus der Gattung *Tadarida* abgab. Diese wenigen Untersuchungen lassen noch keinen Schluß zu, ob ein indviduelles Erkennen an den Orientierungslauten möglich ist.

Da viele Fledermausarten in Kolonien zusammenleben, in denen die Mütter ihre Jungen aus manchmal Tausenden von gleichaltrigen Tieren herausfinden müssen, erscheint ein individuelles Erkennen des eigenen Jungen wahrscheinlich. Bei der Nahorientierung spielt möglicherweise der Geruchssinn eine Rolle, während über größere Entfernungen die Mütter durch die Verlassenheitslaute zu den Jungtieren geführt werden können. Viele jugendliche Fledermäuse stoßen niederfrequente Verlassenheitslaute aus. Wie sich bei den zwei juvenilen *Desmodus* gezeigt hat, unterscheiden sich diese Laute bei beiden Tieren in der Frequenz und der Dauer. Aus dem geringen Untersuchungsmaterial läßt sich noch nicht verallgemeinern, ob jedes Jungtier einen individuellen Ruf besitzt, doch deuten diese Befunde darauf hin.

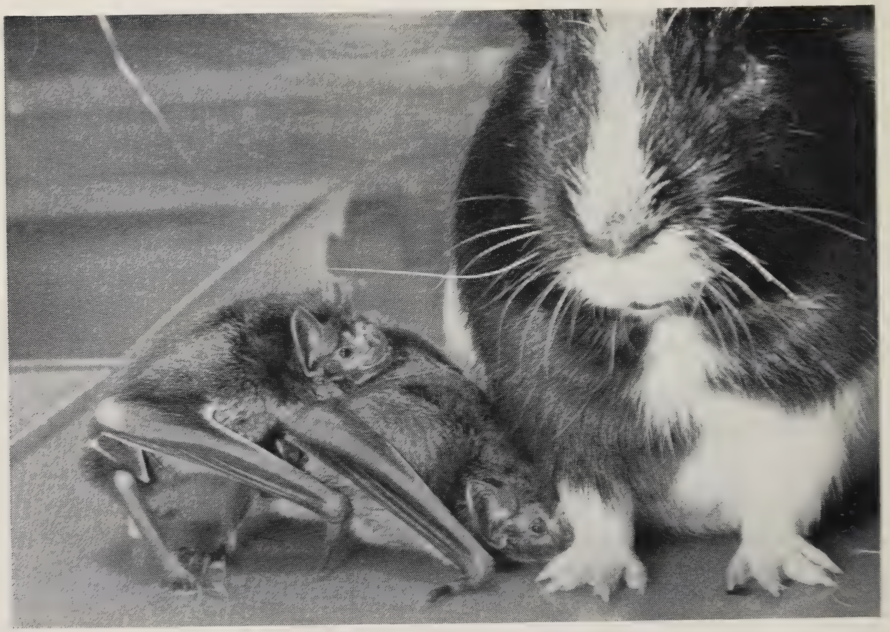


Abb. 5. Desmodus-Mutter frißt an einer Fußwunde bei einem Meerschweinchen. Das Jungtier in Wartestellung auf ihrem Rücken.

Das Mutter-Kind-Verhältnis bleibt bei *Desmodus* etwa 9 Monate lang bestehen. Das Jungtier fliegt wahrscheinlich auch gemeinsam mit der Mutter auf Beutesuche. Verhaltensbeobachtungen haben gezeigt, daß unter Laborbedingungen das Junge mit der Mutter zum Futterplatz geht und sich auf deren Rücken legt, während diese frißt (Abb. 5). Danach leckt es ebenfalls vom Blut. Es liegen noch keine Freilandbeobachtungen über dieses Verhalten vor, doch konnte in Mexiko beobachtet werden, daß in einigen Fällen zwei Vampire gemeinsam an einer Wunde fraßen, bzw. ein Tier neben dem anderen wartete, bis dieses gefressen hatte (Greenhall, Schmidt und L.-Forment 1971). Es wäre möglich, daß es sich dabei um Mutter und Kind gehandelt hatte. Die Verlassenheits- und Erkennungslaute der Jungtiere und der Stimmfühlungslaut der Mutter können außerhalb des Schlafplatzes den Zusammenhalt zwischen Mutter und Kind gewährleisten. Bei den hier beschriebenen Experimenten gaben die Mütter nur selten für das menschliche Ohr hörbare Laute von sich. Für die Rufstimulation des Jungen spielen — wie bei *Tadarida* — die Ultraschall-Orientierungslaute der Mutter eine Rolle. Es konnte festgestellt werden, daß die Verlassenheitslaute häufiger und in größeren Serien abgegeben wurden, wenn das adulte Tier in der Nähe war. Die Vampirfledermäuse besitzen ein reichhaltiges Lautvokabular. Weitere Untersuchungen müssen klären, welche Bedeutung diese verschiedenen Laute im Sozialverhalten und für den Zusammenhalt der Kolonie besitzen.

Summary

The vampire bats *(Desmodus rotundus)* produce a variety of audible calls. Two juvenile bats (1 ♀, 6 month; 1 ♂ 9 months) and their mothers were investigated and their social calls described and analyzed.

1. The calls of the juveniles: a) Isolation call.

It was emitted, when the young one was separated from its mother. One call has a duration of 27 to 190 ms, it consists of two portions with a pause of 0 to 35 ms between them. The isolation calls were mostly produced in series of 2 to 30 units. The lowest frequency varies from 9 to 16 kHz. Both individuals showed marked differences in their calls, both in duration and frequency.

b) Recognition call.

It was produced, when a seperated juvenile recognized its mother. This noiselike call varies in duration from 300 to 800 ms, its upper frequency is about 22 kHz.

c) Contact call.

These short pulses were emitted, when the young one were in body contact with its mother. It was not possible to analyse these very faint calls.

2. The calls of the mothers: a) "Stimmfühlungs"-call.

The mothers produced this call very rarely, when they were separated from their young ones. It has a duration of 40 to 60 ms and a lower frequency of 13 kHz. The repetition rate is 1 to 7 sec.

b) Contact call.

One mother produced contact calls, when it was in body contact with its young one. They are frequency modulated with a fundamental of 12 to 6 kHz and three higher harmonics. The duration varies from 50 to 200 ms. The meaning of the different calls in social behavior is discussed.

Literatur

Greenhall, A. M., U. Schmidt und W. L.- Forment (1971): Attacking behavior of the vampire bat, *Desmodus rotundus,* under field conditions in Mexico. — Biotropica 3, 136—141.

Kulzer, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). — Säugetierkdl. Mitt. 10, 161—124.

Möhres, F. P. (1966): Communicative characters of sonar signals in bats. — In: Les systèmes sonars animaux, pp. 939—945. Ed. R. G. Busnel, Frascati.

Nelson, J. E. (1964): Vocal communication in Australian flying foxes *(Pteropodidae: Megachiroptera).* — Z. Tierpsychol. 21, 857—870.

Neuweiler, G. (1969): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *(Pteropus g. giganteus* Brünn). — Z. Tierpsychol. 26, 166—199.

Novick, A. (1958): Orientation in paleotropical bats. I. Microchiroptera. — J. Exp. Zool. 138, 81—153.

Wickler, W., und D. Uhrig (1969): Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera, Megadermatidae). — Z. Tierpsychol. 26, 726—736.

Anschrift des Verfassers: Dr. U. Schmidt, 53 Bonn, Zool. Institut, Poppelsdorfer Schloß.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn.

Über Wirkung und Erbgang gelbverstärkender Faktoren (y-Faktoren) bei wild- und lohfarbigen Hauskaninchen

Von

HEIDI BIEBER[1]

Bei wild- und lohfarbigen Hauskaninchen findet man in den gelb pigmentierten Haaren bzw. Haarabschnitten mannigfaltige Farbschattierungen, die von rötlich-gelb bis cremefarbig reichen (vgl. S. 318). Mehrere Arbeiten haben sich mit diesen variierenden Gelbtönen beschäftigt (Nachtsheim 1949, Cleffmann 1953, Robinson 1958, Bieber 1969), ohne jedoch die Unterschiede quantitativ zu messen, genetische gegen modifikatorische Ursachen abzugrenzen und den Erbgang der zugrunde liegenden Allele klären zu können.

Solche Gelb-Variation gibt es nicht nur im Fell von schwarzwilden oder lohfarbigen Kaninchen, sondern bei allen wildfarbigen Säugern. Bei ihnen unterliegt die Gelbfärbung dem Einfluß von Klimafaktoren (Eisentraut 1963, Lubnow 1966, Bieber und Lubnow 1970), wobei ebenfalls ungeklärt ist, wie weit das Klima als Selektionsfaktor auf den Genotyp wirkt und wie weit es die Gelbfärbung bei konstantem Genotyp modifiziert.

Da Haltung und Zucht von Wildtieren im Labor schwierig und ihre Farbgenetik weitgehend unbekannt ist, die Farbgenetik der Hauskaninchen dagegen intensiv erforscht wurde (Nachtsheim 1949, Danneel 1947, 1949, Cleffmann 1953, Lubnow 1963), soll die Analyse des Erbganges der gelbverstärkenden Faktoren an Hauskaninchen unternommen werden. Eine Zusammenstellung der Farbgene beim Hauskaninchen findet sich bei Nachtsheim.

Eine der Allelenserien, die A-Serie, regelt die Verteilung des Pigments und umfaßt, in der Reihenfolge ihrer Dominanz, die Gene A, a^t und a. Dabei bewirken die Gene A Wildfärbung, a^t die Lohfarbigkeit (d. h. einfarbig schwarze Haare auf dem Rücken, einen hellen Wildbauch und helle Zonen (Lohabzeichen) an Nase, Ohren, Augen und im Nacken) und a ein einfarbiges Fell (vergl. auch Tab. 1). Im Normalfall haben alle wild- und lohfarbigen Tiere das Gen für Normalgelb Y und daher eine schwach gelbliche, eher cremefarbige Bauchseite; ebenso sind die Binden der wildfarbigen Tiere nur schwach gelb pigmentiert. Der intensiv rötliche Ton der Schwarzlohs auf dem Bauch, die typische „Lohfarbe", wird durch bestimmte, das gelbe Pigment verstärkende y-Faktoren (y_1, y_2 . .) hervorgerufen. Diese gelbverstärkenden y-Faktoren wurden einerseits mit dem Wildtyp kombiniert — daraus entstand das sog. Hasenkaninchen —, andererseits mit den cremefarbigen Lohs verbunden, was zur typischen „Loh"-färbung führte (Nachtsheim 1949). Zahl und Wirkung der Gelbverstärker (y_1, y_2 . .) sollen hier untersucht werden.

---

[1] Für die Förderung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Die Remissionswerte wurden von der Rechenanlage IBM 7090/1410 am Bonner Institut für angewandte Mathematik mit freundlicher Unterstützung der GMD ausgewertet.

Tabelle 1: Genotypen und Gelb-Pigmentierung von Schwarzwild- und Schwarzloh-Kaninchen (nach Nachtsheim 1949).

1. CEBDAY	Schwarzwild, Binden und Bauch hellgelb, cremefarbig
2. CEBDa^tY	Schwarzloh, Bauch und Lohabzeichen an Nase, Ohren, Augen und im Nacken blaßgelb, cremefarbig
3. CEBDAY/y	Hasenkaninchen, Binden und Bauch rötlich
4. CEBDa^ty	Schwarzloh, Bauch und Lohabzeichen stark rötlich

Material und Methode

Die Analyse der Gelb-Pigmentierung habe ich an 50 Hauskaninchen vorgenommen. Als P-Generation standen mit 3 am Bauch stark gelbrötlich gefärbte Schwarzloh-Tiere (Genotyp 4) und ein in den Binden der Rückenhaare und am Bauch sehr hell-gelb pigmentiertes Swarzwild-Kaninchen (Genotyp 1) zur Verfügung. Mit diesen Elterntieren und ihren Nachkommen habe ich Kreuzungen folgenden Typs durchgeführt:

Typ I: einfache Nachzucht reinrassiger Loh-Tiere (a^ty/a^ty) zu F_1 und F_2 sowie Kreuzung von F_1- mit F_2- mit P-Tieren,

Typ II: Testkreuzung von reinrassigen Loh-Tieren (a^ty/a^ty) mit heterozygoten Schwarzlohs (a^ty/aY) oder Schwarzwild-Kaninchen (AY/aY),

Typ III: heterozygote Schwarzlohs (a^ty/aY) wurden miteinander gekreuzt.

Für die Experimente habe ich hauptsächlich lohfarbige Tiere benutzt, da bei diesen die Ausgangstiere stark gelb-rötlich pigmentiert waren, was auf eine Kombination der a^t-Gene mit Gelbverstärkern schließen ließ. Ein Pigmentschwund in den F_1- oder F_2-Generationen sollte bei der intensiven Pigmentierung leichter zu registrieren sein als bei normal gelbgefärbten Schwarzwild-Kaninchen.

Die adulten Versuchstiere wurden am Ende der Kreuzungsexperimente getötet und ihre Bauchfelle auf die Gelb-Intensität hin untersucht (Lubnow und G. Niethammer 1963).

Für die photometrischen Messungen konnte ich ein Elrepho der Firma Zeiss benutzen, dessen Meßwerte im CIE-System von einer IBM 7090 ausgewertet wurden.

Bei den Schwarzwild-Kaninchen habe ich zunächst Rücken und Bauchfelle ausgemessen. Da sich keine nennenswerten Unterschiede in der Gelb-Sättigung zwischen Rücken und Bauch ergaben, sind in Tabelle 3 nur die Remissionswerte der Bauchfelle verzeichnet. Die Ergebnisse der Kreuzungsexperimente wurden schließlich mit Hilfe mehrerer Tests auf ihre statistische Sicherheit hin geprüft.

Ergebnisse

Genealogie und Remissionswerte

In der folgenden Tabelle 2 sind die Kreuzungsexperimente, nach Kreuzungstyp getrennt, aufgeführt (vgl. oben).

Tabelle 2: Kreuzungsexperimente.

Kreuzungstyp (s. S. 318)	Eltern		Filialgenerationen						
	♀	♂	homozygot ($a^{t}y/a^{t}y$)		heterozygot ($a^{t}y/aY$)			heterozygot ($a^{t}y/AY$)	
I	6649 ($a^{t}y/a^{t}y$)	264 ($a^{t}y/a^{t}y$)	♂ 917; ♀ 918	F_1					
I	6650 ($a^{t}y/a^{t}y$)	264 ($a^{t}y/a^{t}y$)	♂ 919; ♀♀ 920—922	F_1					
I	921 ($a^{t}y/a^{t}y$)	264 ($a^{t}y/a^{t}y$)	8370—8373 ♂ 929; ♀ 930	Rück-kr.					
I	922 ($a^{t}y/a^{t}y$)	917 ($a^{t}y/a^{t}y$)	8366—8369 ♂ 927; ♀ 928	F_2					
I	922 ($a^{t}y/a^{t}y$)	917 ($a^{t}y/a^{t}y$)	8301, 8302	F_2					
II	869 (AY/aY)	264 ($a^{t}y/a^{t}y$)			♂ 885; ♀ 886; ♀ 887		F_1	♂♂ 888—890; ♀ 891	F_1
II	918 ($a^{t}y/a^{t}y$)	885 ($a^{t}y/aY$)	8365	F_2	8363, 8364 ♂ 925; ♂ 926		F_2		
II	6650 ($a^{t}y/a^{t}y$)	885 ($a^{t}y/aY$)	8362	Rück-kr.	8379		Rück-kr.		
II	886 ($a^{t}y/aY$)	917 ($a^{t}y/a^{t}y$)	8307, 8308	F_2	8309, 8310		F_2		
					$a^{t}y/aY$	$a^{t}Y/aY$		$a \cdot /a \cdot$	
III	886 ($a^{t}y/aY$)	885 ($a^{t}y/aY$)			8375; ♀ 931; ♀ 932	8374, 8376	F_2	2 Alaska (einfarbig) schwarz	
III	887 ($a^{t}y/aY$)	885 ($a^{t}y/aY$)			8377, 8378 ♀ 934	♂ 933	F_2		

Tabelle 3: Remissionswerte aller Versuchstiere.

Nr.	Sättigung p	Helligkeit Y	Wellenlänge λ	
♀ 6649	48,5	22,3	584	homozygot: a^{ty}/a^{ty}
♀ 6650	51,3	17,0	586	
♂ 264	43,6	20,9	588	
♂ 917	48,8	23,0	584	
♀ 918	45,8	17,5	586	
♂ 919	48,9	20,9	585	
♀ 920	46,2	16,7	586	
♀ 921	50,6	21,2	586	
♀ 922	47,4	18,6	587	
♂ 927	48,8	23,2	585	
♀ 928	45,5	19,4	587	
♂ 929	48,0	21,9	585	
♀ 930	47,4	18,8	585	
8301	45,9	24,0	584	
8302	47,7	22,9	584	
♀ 8307	46,8	23,6	583	
♂ 8308	48,8	22,1	585	
8362	46,7	22,5	584	
8365	50,7	25,3	583	
8366	49,9	22,3	585	
8367	48,4	21,3	584	
8368	50,3	23,5	584	
8369	48,4	21,3	585	
8370	49,9	21,1	585	
8371	48,4	21,3	584	
8372	47,6	20,4	585	
8373	48,6	20,4	584	
Mittelwert	48,1	21,2	585	
Varianz	1,8	2,1	1,2	
♂ 885	22,1	51,3	581	heterozygot: a^{ty}/aY
♀ 886	41,9	33,7	582	
♀ 887	41,7	38,9	583	
♂ 925	35,4	39,3	582	
♂ 926	37,8	31,8	583	
♀ 931	28,6	44,2	581	
♀ 932	38,2	38,6	582	
♀ 934	40,5	37,6	582	
♀ 8309	37,0	36,3	583	
♀ 8310	40,4	32,5	584	
8363	42,5	34,4	582	
8364	39,8	35,2	583	
8375	32,4	44,9	583	
8377	31,1	49,3	583	
8378	37,1	39,2	583	
8379	33,8	44,2	583	
Mittelwert	36,3	39,5	583	
Varianz	5,6	5,8	0,8	

Nr.	Sättigung p	Helligkeit Y	Wellenlänge λ	
♂ 888	32,7	45,7	583	heterozygot: a^ty/AY
♂ 889	34,4	42,6	581	
♂ 890	39,6	41,5	582	
♀ 891	46,1	28,7	584	
Mittelwert	38,2	39,6	583	
Varianz	6,0	7,5	1,3	
♀ 869	20,1	64,2	575	AY/aY und a^tY/aY
♂ 933	20,9	52,2	576	
8374	23,7	60,6	578	
8376	23,0	61,1	571	
Mittelwert	21,9	59,5	575	
Varianz	1,7	5,1	2,9	

Aus Tabelle 3 ergeben sich klar drei Gruppen mit verschiedener Gelbpigmentierung und unterschiedlicher Helligkeit, die offenbar den Genotypen y/y, y/Y bzw. Y/Y entsprechen:

Alle stark gelb-rötlich gefärbten Tiere (mit dem Genotyp y/y) haben eine Farbintensität von 45—51 % der Spektralfarbe bei Helligkeiten zwischen 17 und 25. (Schwarz hat im CIE-System den Wert 1; Weiß den Wert 80). Farbintensität und Helligkeit der schwächer gelb gefärbten Tiere (Genotypen y/Y und Y/Y) schwanken etwas mehr, die Sättigungswerte liegen jedoch deutlich unter denen der homozygoten a^ty/a^ty-Tiere bei gleichzeitig deutlich gestiegener Helligkeit (zwischen 32 und 60).

Bei den Kreuzungsexperimenten II und III entsprachen die Filialgenerationen einem einfachen, intermediären Erbgang bei freier Kombinierbarkeit der Gene A (bzw. a^t oder a) und Y (bzw. y), vergl. Tabelle 2. Außerdem ergaben sich keine Übergangstypen zwischen der Gruppe mit stärker gefärbtem und dunklerem und jener mit schwächer pigmentiertem und hellerem Fell. Daher handelt es sich bei der verstärkten Gelb-Pigmentierung (zumindest bei meinen Versuchstieren) nur um einen Verstärkerfaktor. (Von Nachtsheim wurde der Verstärkerfaktor mit y, das Gen für normales Gelb mit Y angegeben. Diese Symbole sollen hier weiter gelten.) Der Verstärkerfaktor y wirkt schwächer, wenn er nur einfach vorliegt (bei a^ty/aY und a^ty/AY), stärker im homozygoten Fall (a^ty/a^ty). In den beiden Kreuzungen des Typs III (Tabelle 2) fielen sehr hellgelb gefärbte Loh-Tiere. Sie entsprechen in den Remissionswerten für Sättigung, Helligkeit und der Wellenlänge dem Normalgelb-pigmentierten Schwarzwild-♀ 869. Die Tiere 8374, 8376 und ♂ 933 haben die ursprüngliche helle Lohfärbung (Nachtsheim) und besitzen das Genom (a^tY/aY).

Parallel mit der erhöhten Menge an gelben Melaninkörnern im Haar verschiebt sich auch der mittlere Farbeindruck geringfügig von Normalgelb (Y/Y) bei 575 mm nach Gelb mit 1 Verstärkerallel (y/Y) bei 583 mm bis in den mehr gelb-rötlichen Bereich des Spektrums bei 2 Allelen (y/y) und 585 mm.

Statistische Sicherung der Ergebnisse

Die Trennung in die Gruppen mit Y/Y, y/Y bzw. y/y erfolgte bei den F_1-Tieren nach dem Erbgang; war bei den Kreuzungsexperimenten eine Aufspaltung zu erwarten (Typ II u. III), so trennte ich die F_2-Tiere in Übereinstimmung mit dem Erbgang nach ihren Remissionswerten. Ob und wie sicher sich die jeweiligen Mittelwerte und Verteilungen trennen lassen, konnte durch t-Tests (v. d. Waerden 1965) geklärt werden (Tabelle 4). Ein weiterer t-Test sollte zeigen, ob sich die Farbwerte der Tiere mit einem Gelbverstärker am dominanten Gen (also bei a^ty/aY) von denen mit einem Gelbverstärker am rezessiven Gen (also bei AY/a^ty) unterscheiden (Tabelle 4).

Tabelle 4: Prüfgrößen des t-Tests.

	y/y : y/Y	y/Y : Y/Y	y/y : Y/Y	(a^ty/aY) : (a^ty/AY)
sign. Schranke tp	für p < 0,01 = 2,69 für p < 0,001 = 3,52 bei n = 47	für p < 0,01 = 2,82 für p < 0,001 = 3,79 bei n = 24	für p < 0,01 = 2,76 für p < 0,001 = 3,66 bei n = 31	für p < 0,01 = 2,88 für p < 0,001 = 3,92 bei n = 20
Sättigung	10,07	5,18	27,30	0,61
Helligkeit	14,69	6,23	27,46	0,05
Wellenlänge	0,00	10,03	12,45	0,00

Durch die Testergebnisse ist klar erwiesen, daß sich dunklere, stark gefärbte y/y-Tiere statistisch sicher von den helleren, schwächer gelb gefärbten y/Y-Tieren trennen lassen. Beide Gruppen sind außerdem signifikant verschieden in Sättigung, Helligkeit und Wellenlänge von den Tieren mit zwei Normalgelb-Allelen (Y/Y).

Der Test (y/aY) : (y/AY) ergab, daß die Wirkung eines Gelbverstärkers wahrscheinlich gleich groß ist, unabhängig davon, ob das Gen mit dem Verstärkerfaktor einem rezessiven oder dominanten Gen der A-Serie gegenübersteht.

Aus Tabelle 3 geht noch hervor, daß Helligkeit und Sättigung der Bauchhaare negativ korreliert sind. Bei doppeltem Gelbverstärker-Allel und entsprechend viel gelbem Pigment erscheint das Haar mit Pigmentkörnern dicht besetzt und relativ dunkel. Wirkt nur ein Allel des Verstärkerfaktors, so sind die Pigmentkörner locker verteilt und die Luftzwischenräume hellen das Haar stark auf.

Das Verhältnis von Sättigung p : Helligkeit Y aller 50 Versuchstiere wurde schließlich durch eine Korrelation geprüft (v. d. Waerden). Die signifikante Schranke (bei $n - 2 = 48$ Freiheitsgraden) muß für $p < 0{,}01$ sein : $r = 0{,}372$; für $p < 0{,}001$ ist $r = 0{,}465$.

Der Testwert lag erwartungsgemäß weit über der Schranke:

Sättigung : Helligkeit : $r = -0{,}9411$

Diskussion

Die farbverstärkenden y-Faktoren für die Gelb-Pigmentierung lagen zunächst nur in Verbindung mit dem Loh-Gen a^t vor. Durch Kreuzung dieser stark gelb-rötlich ausgefärbten reinrassigen Lohs mit sehr hellgelb pigmentierten Schwarzwild-Tieren konnte in der F_1-Generation ein y-Faktor durch das Allel Normalgelb Y ersetzt werden (Tabelle 2). Im Phänotyp waren die im Gelbverstärkergen heterozygoten Lohs (y/Y) weniger stark pigmentiert als die homozygoten Loh-Elterntiere (mit y/y); die im Gelbfaktor heterozygoten Schwarzwild-Kaninchen (y/Y) gewannen dagegen in den Binden der Rückenhaare und am Bauch wesentlich mehr Farbintensität als das bezüglich Normalgelb homozygote Schwarzwild-Elterntier (mit Y/Y). In der F_2-Generation spalteten dann Loh-Tiere mit homozygoten Normalgelb-Gen (Y/Y) heraus, die in Sättigung, Helligkeit und der Wellenlänge mit dem Schwarzwild-Elterntier (Y/Y) übereinstimmten.

Auch bei der früher unternommenen Schwarzwildzucht lagen alle Sättigungswerte niedrig (Bieber 1969; Tabelle 5). Allein die Sättigungswerte dreier sogenannter Hasenkaninchen erreichten vergleichbare Größen mit denen der y/Y-Tiere (s. Tabelle 5). Die Verbindung des Wildfarbigkeits-Genoms mit einem Verstärkerallel macht aus dem wildfarbigen Tier (mit $\frac{AY}{\cdot Y}$) aber gerade den Farbton des Hasenkaninchens (mit $\frac{Ay}{\cdot Y}$), der zum Rassenmerkmal geworden ist (Nachtsheim).

Tabelle 5: Sättigungswerte von Kaninchen (Bieber).

Tiere	Sättigung p
Mittelwert, gebildet aus den Einzelwerten von 34 Schwarzwild-Kaninchen (Y/Y)	23,7
Hasenkaninchen (y/Y), Nr.:	
♀ 427	35,2
♂ 35	32,8
♀ 19	32,0

Zusammenfassung

Stark gelb-rötlich gefärbte Loh-Kaninchen wurden mit hellgelb pigmentierten Schwarzwild-Kaninchen gekreuzt. Die vertiefte Gelbfärbung der Loh-Tiere geht auf einen Gelbverstärker y zurück; ihm entspricht bei den normalen, hellgelben Färbungen das unvollständig dominante Allel Y (Nachtsheim).

Homozygote Lohs (y/y) erreichen eine Farbsättigung der Bauchhaare von etwa 50 % der Spektralfarbe. Heterozygot (y/Y) beträgt die Farbintensität etwa 35 % der Spektralfarbe. Der heterozygote y-Faktor verstärkt die Gelb-Pigmentierung unabhängig von den Allelen der A-Serie stets gleich stark.

Die Bauchhaare von normalgelb gefärbten Loh- oder Schwarzwild-Kaninchen (Y/Y) sind zu etwa 22 % der Spektralfarbe pigmentiert. Die Helligkeit der Gelb-Färbung ist mit der Farbintensität negativ korreliert, so daß stark pigmentierte Haare dunkel und wenig pigmentiert hell erscheinen.

Summary

Strongly coloured yellow-reddish tan pattern rabbits were crossed with light yellow pigmented agouti rabbits. The intensified colouring of the tan pattern rabbits originates in a yellow-activator y which corresponds with the incompletely dominant allele Y of the normal light yellow colourings (Nachtsheim).

Homocygotic tan pattern rabbits (y/y) approximate a 50 per cent degree of saturation of the spectral colour in their belly-coat. Being heterocygotic (y/Y) the intensity amounts to some 35 per cent of the spectral colour. In all cases the heterocygotic y-factor intensifies the yellow-pigmentation in like manner, independently from the alleles of the A-series.

The pigmentation of the belly hairs of regularly coloured tan pattern- or agouti-rabbits (Y/Y) reaches about 22 per cent of the spectral colour.

Since there is a negative correlation between the yellow colouring and the intensity of the colour, strongly pigmented hairs appear as dark- and little pigmented hairs as bright ones.

Literaturverzeichnis

Bieber, H. (1969): Das Haarfarbmuster wildfarbiger Hauskaninchen und sein Einfluß auf die Fellfarbe. Z. wiss. Zool., 179, 301—332.

Bieber, H., und E. Lubnow (1970): Die Farbanpassung mit ihren genetischen und modifikatorischen Ursachen bei der Hausmaus *(Mus musculus)* und der afrikanischen Bergratte *(Aethomys namaquensis)*. Z. Naturforschg., 25b, 389 bis 398.

Cleffmann, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Ein Beitrag zur Wirkungsweise des Agoutifaktors. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 85, 137—162.

Danneel, R. (1947): Phänogenetische Untersuchungen über die Haar- und Fellzeichnung des Wildkaninchens. Biol. Zentralbl., 66, 330—343.

— (1949): Haarzeichnung und Fellmuster des Wildkaninchens. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Kiel 1948, Zool. Anz., 13, 36—41.

Eisentraut, M. (1963): Die Hörnchen (Sciuridae) von Fernando Poo. Bonn. Zool. Beitr., 14, 177—186.

Lubnow, E. (1963): Die Haarfarben der Säugetiere. II. Untersuchungen über die schwarzen und gelben Melanie. Biol. Zentralbl., 82, 465—476.

— (1966): Farbuntersuchungen an Eichhörchen aus verschiedenen Höhenlagen des Kamerungebirges. Bonn. Zool. Beitr., 17, 45—52.

Lubnow, E., und G. Niethammer (1964): Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in München 1963, 646—663.

Nachtsheim, H. (1949): Vom Wildtier zum Haustier. P. Parey, Berlin und Leipzig.

Robinson, R. (1958): Genetic studies of the rabbit. Bibliographia Genetica, 17, 229—558.

Van der Waerden, B. L (1965): Mathematische Statistik, Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Anschrift: Dr. Heidi Bieber, 2 Hamburg 70, Kuehnstr. 149.

Zur Bestandsentwicklung der Kleinen Hufeisennase (Chiroptera, Mam.) im westlichen Mitteleuropa

Von

HUBERT ROER, Bonn

Prof. Dr. Ernst von Lehmann zum 60. Geburtstag

Von den in Mitteleuropa vorkommenden beiden Rhinolophiden reicht das Verbreitungsgebiet der Kleinen Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*) am weitesten nordwärts. Nach Pohle (1936) verlief die Grenze in den 30er Jahren dieses Jahrhunderts in Westdeutschland etwa bis zum 52° 30′-Breitengrad, verlagerte sich in Sachsen südwärts auf 51° 30′ E. und verlief dann ostwärts durch die Karpaten. Seit den 50er Jahren wird eine starke Abnahme der Populationsdichte im mitteleuropäischen Raum registriert. Es erhebt sich daher die Frage nach der heutigen Bestandsdichte, den Ursachen dieser Abnahme sowie dem derzeitigen Verlauf der nördlichen Arealgrenze. Eine von Feldmann (1967) durchgeführte Befragung unter den Fledermausforschern ließ keinen Zweifel daran, daß die 1936 von Pohle aufgezeichnete Grenzlinie der Überprüfung bedarf.

Im Zusammenhang mit der Gemeinschaftsarbeit „Kartierung aller Fledermausvorkommen in der Bundesrepublik und Österreich" (von Helversen & Pieper 1965) führe ich seit 1960 planmäßige Kontrollen im Gebiet der Eifel durch. Im vorliegenden Beitrag sind die Ergebnisse dieser Untersuchungen an der Kleinen Hufeisennase dargestellt. Um die allgemeine Bestandsentwicklung in Westdeutschland noch deutlicher darzulegen, wurden ergänzend zu diesen Vorkommen einige außerhalb der Eifel gelegene Kontrollpunkte in diesen Überblick einbezogen. Wenn in diesem Beitrag entgegen den Untersuchungen anderer Chiropterologen den Sommerquartieren der Kleinen Hufeisennase und hier vor allem den Wochenstuben besondere Aufmerksamkeit gewidmet wurde, so deshalb, weil sich die voraussichtliche Populationsentwicklung im Rheinland exakter abzeichnet, wenn man auch die jährliche Nachwuchsrate von *hipposideros* erfaßt.

Denjenigen Damen und Herren, die meine Arbeiten durch Auskünfte oder Gewährung von Zutritt zu den in der Regel in Häusern gelegenen Fledermaushangplätzen unterstützten, sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Mein besonderer Dank gilt dem Landschaftsverband Rheinland, vertreten durch Herrn Landesrat Dr. H. Schaefer, für Bereitstellung von Mitteln, insbesondere zur Erhaltung gefährdeter Fledermausquartiere im Rheinland.

Bestandsentwicklung im nördlichen Verbreitungsgebiet

Einen Überblick über die Populationsabnahme der Kleinen Hufeisennase zwischen 1949/1950 und 1964/65 in 13 mitteleuropäischen Landschafts-

Tabelle 1. Bestandsentwicklung der Kleinen Hufeisennase im Hunsrück nach Winterquartier-Kontrollen von Schmaus.

Winterhalbjahr	festgestellte Anzahl	Winterhalbjahr	festgestellte Anzahl
1936/37	17	1954/55	10
1937/38	13	1955/56	4
1938/39	7	1956/57	6
1939/40	8	1957/58	8
1940/41	15	1958/59	7
1941/42	2	1959/60	4
1942/43	13	1960/61	4
1943/44	5	1961/62	5
1944/45	keine Kontrolle	1962/63	keine Kontrolle
1945/46	keine Kontrolle	1963/64	1
1946/47	keine Kontrolle	1964/65	2
1947/48	keine Kontrolle	1965/66	1
1948/49	14	1966/67	keine Kontrolle
1949/50	6	1967/68	keine Kontrolle
1950/51	11	1968/69	keine Kontrolle
1951/52	5	1969/70	keine Kontrolle
1952/53	21	1970/71	keine Kontrolle
1953/54	20	1971/72	keine Kontrolle

räumen gab Feldmann (1967). Seither haben sich die im Bereich des nördlichen mitteleuropäischen Verbreitungsgebiets noch vorhandenen Restbestände nicht erholt; die Kleinhufeisennase ist vielmehr in ihrem Bestand weiter zurückgegangen. Nach Braaksma (1970) hat sie in den Niederlanden bereits so stark abgenommen, daß sich die Gefahr völligen Verschwindens abzeichnet. Hier ist jedoch zu berücksichtigen, daß sie zwischen 1946 und 1970 ausschließlich im Süden der Provinz Limburg und nur in 3 Wochenstubenquartieren registriert worden ist (van Wijngaarden, van Laer & Trommel 1971). Aus dem sich ostwärts anschließenden Rheinland liegen die einzigen Plankontrollen der 30er bis 40er Jahre vor. Issel (1948), der von 1937—40 und 1946—48 die Besiedlungsdichte von *Rh. hipposideros* im Wiedtal (Westerwald) untersuchte, gibt für sein 150 km² umfassendes Plangebiet eine Flächendichte von einem Tier pro 3 km² an. Nach seinen Kontrollen hielt sich der Winterbestand in diesem Teil des Rheinlands in den Jahren 1945—48 noch „im großen und ganzen" konstant. Die *hipposideros*-Population des Hunsrück ist nach Schmaus (briefl.) in den 50er Jahren ebenfalls stark zurückgegangen (Tab. 1). In Westfalen ist der quantitative Bestand nach Feldmann (1971) weiterhin rückläufig. Aus dem Harz und Harzvorland, dem Vorland des Thüringer Waldes, dem Saale-Ilm-Gebiet und der Umgebung von Dresden liegen nach Schober u. a. (1971) aus den Jahren 1945—70 Meldungen vor. Während nur 1 Fund aus dem Vogtland stammt, fehlen Nachweise aus dem Erzgebirge gänzlich. Zusammenfassend stellt Schober fest: „Der vielfach festgestellte Rückgang der Art (vergl. Feldmann, 1967) hat in der DDR zu keiner Verschiebung der Verbreitungsgrenzen in den letzten Jahrzehnten geführt. Er macht sich örtlich nur in einem Rückgang der Populationsdichte bemerkbar." Während Handtke (1968) einen Rückgang im Nordharz „nicht überzeugend" nachweisen konnte, meldet Zimmermann (1971) aus Westthüringen: „Verlassene Sommerquartiere, individuenarme Wochenstuben und die Seltenheit in den Winterquartieren deuten einen langfristigen Rückgang der Population an, wenn man davon ausgeht, daß Bechstein (1796) sie als ‚sehr gemein' bezeichnete." Auch in den Höhlen des Kraków-Częstochowa-Jura (Polen) hat *Rhinolophus hipposideros* in den Jahren 1954—68 ständig abgenommen (Harmata 1971).

Zur Lebensweise

Wie ich in meinem zusammenfassenden Bericht über die Ergebnisse der Fledermaus-Beringung 1971 ausführte, kann die Kleine Hufeisennase den wenigen europäischen Chiropteren zugeordnet werden, deren Bionomie hinreichend erforscht ist. Ihre Saisonwanderungen zwischen Sommer- und Winterquartieren erstrecken sich normalerweise nur über wenige Kilometer. Im Extremfall siedeln Teile einer Kolonie im Herbst vom Dachboden in die Kellerräume desselben Gebäudes über, wo sie dann die kalte Jahreszeit in Lethargie verbringen. Wochenstubenkolonien setzen sich — im Gegensatz zu anderen Spezies — regulär aus adulten ♀ und ♂ zusammen, wobei erstere nach Issel (1950) etwa 80 % ausmachen. Die Mehrzahl der ♂ führen während des Sommers eine mehr solitäre Lebensweise. Als Sommeraufenthaltsorte werden warme Dachstühle und Heizungskeller bevorzugt, während zur Überwinterung die wärmsten Abschnitte von Bergwerkstollen und Naturhöhlen aufgesucht werden. *Rhinolophus hipposideros* gehört demnach zur Gruppe der thermophilen europäischen Chiropteren. Bemerkenswert ist die starke soziale Bindung der Tiere, die sich nicht nur auf die Zeit des Aufenthaltes in den Wochenstuben beschränkt, sondern sich auch auf die Überwinterungsperiode erstreckt.

Fledermausberinger bestätigen nahezu übereinstimmend ein Überwiegen der ♂ in den Winterquartieren. Nach Mrkos (1962) betrug z. B. die Geschlechtsrelation in der Hermannshöhle/Niederösterreich 70,8 % ♂ zu 29,2 % ♀, und nach Kepka (1960) kamen bei einer Grazer Winterschlafgesellschaft auf 2,7 ♂ 1 ♀. Während Kepka für dieses Mißverhältnis die kürzere Lebensdauer der ♀ verantwortlich macht, spiegeln sich hier nach Gaisler & Klima (1968) eher die unterschiedlichen Standortansprüche der Angehörigen der beiden Geschlechter wider.

Die Kleinhufeisennase wird nach Issel (1950) im Herbst des 2. Lebensjahres geschlechtsreif; die ♀ bekommen somit zu Beginn ihres 3. Lebensjahres das 1. Junge. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang die auf Beobachtungen Issels an einer rheinischen Population zurückgehende Feststellung, daß *hipposideros*-♀ — obwohl keineswegs steril — nicht in jedem Jahr ein Junges gebären sollen (Issel 1948).

Das durch Beringung nachgewiesene Höchstalter liegt bei 18 Jahren (Gaisler 1967); es entspricht somit dem unserer mitteleuropäischen *Myotis*-Arten.

Bestandsentwicklung und heutiges Vorkommen in der Eifel und deren Randgebieten

Untersuchungsmethode: Seitdem wir wissen, daß die Kleine Hufeisennase auf Störungen empfindlich reagiert und Verluste durch unsachgemäße Beringung wesentlich leichter auftreten können als bei anderen Arten, wurde die Anwendung der Markierungsmethode stark eingeschränkt. Wir haben daher auf eine Markierung der in den Hangplätzen ansässigen Tiere gänzlich verzichtet. Soweit Tiere eingefangen werden mußten, handelt es sich einmal um einige wenige Wiederfundkontrollen von in früherer Zeit beringten Stücken oder um in Wochenstuben ansässige ♀, die zwecks Erfassung der Nachkommen in den ersten Wochen nach der Geburt überprüft werden mußten. Die weitaus überwiegenden Kontrollen stellen tagsüber vorgenommene Sichtkontrollen dar. Dabei kam es nur ausnahmsweise zum Verlassen der Hangplätze und zur Übersiedlung in benach-

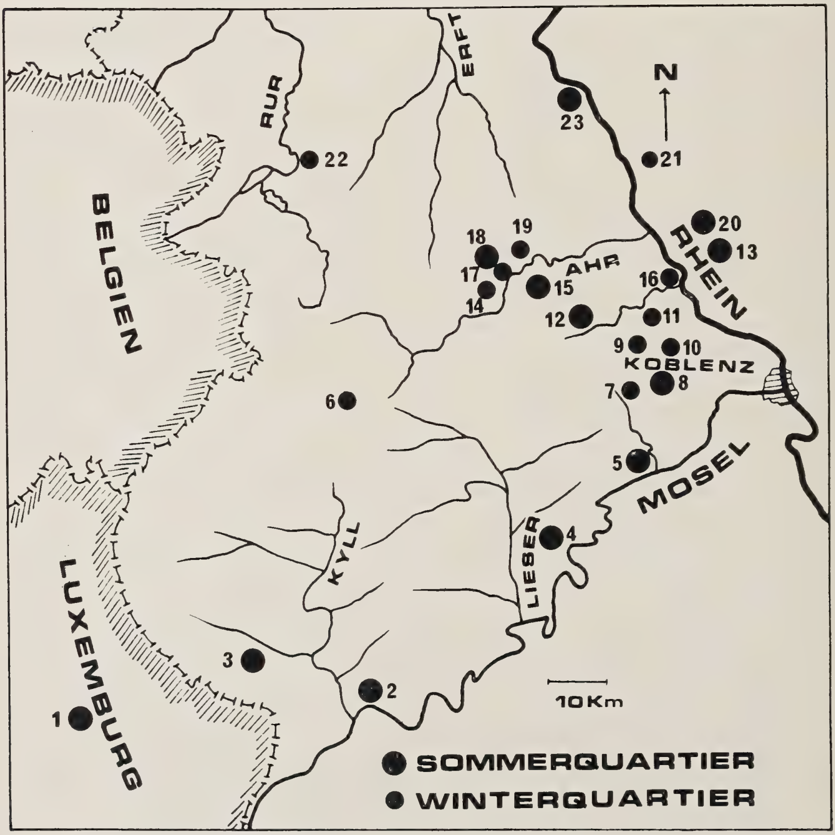

RUR
ERFT
N
23
22
21
BELGIEN
20
13
RHEIN
18
19
17
14
AHR
15
16
12
11
9
10
KOBLENZ
7
8
6
5
MOSEL
KYLL
LIESER
4
3
2
1
LUXEMBURG
10Km
● SOMMERQUARTIER
● WINTERQUARTIER

Abb. 1. Das Untersuchungsgebiet mit Sommer- und Winterquartieren der Kleinen Hufeisennase (Einzelheiten vergl. Text).

barte Dachkammern des gleichen Gebäudes. Die Befunde berechtigen daher zu der Annahme, daß unseren Kontrollen keine negative Auswirkung auf die Bestandsentwicklung im Untersuchungsgebiet zukommt.

Aus Gründen des Naturschutzes und auf Wunsch der Hauseigentümer habe ich die Fundorte nicht namentlich aufgeführt, sondern mit Nummern bezeichnet. Ein Verzeichnis der Quartiere ist jedoch für eine spätere Auswertung im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig, Bonn, hinterlegt.

Die Eifel setzt sich aus mehreren, sehr verschiedenartigen und stark kontrastierenden natürlichen Landschaftsräumen zusammen; vom Hohen Venn im Nordwesten (mittlere Höhe 500—650 m ü. NN, Hauptvegetationsperiode 138—165 Tage, Vollfrühlingsanfang 15.—27. Mai) bis zu den Weinbaugebieten der Mosel im Süden (70—250 m ü. NN, Hauptvegetationsperiode 165—175 Tage, Vollfrühlingsanfang 26. April—2. Mai). Als wärmeliebende Art war *hipposideros* daher vornehmlich in der südlicheren Eifel und hier vorzugsweise in Tallagen zu erwarten. Dessen ungeachtet wurde aber ebenso auch in den höheren Lagen der Rur und westlichen Hocheifel nach ihr gesucht. Abb. 1 vermittelt einen Überblick über die *hipposideros*-Fundorte nach 1945, getrennt nach Sommer- und Winterquartieren.

A. *Wochenstubenquartiere*

Diese Gruppe umfaßt Hangplätze, in denen ♀ mit Jungen entweder direkt nachgewiesen wurden oder größere Kotansammlungen mit Skelettfunden von juvenilen *hipposideros* auf kopfstärkere ehemalige Sommerkolonien schließen lassen.

Nr. 8

Diese, im Mittelrhein-Becken am Rande des Maifeldes in einem größeren Gebäudekomplex (270 m ü. NN) ansässige Kolonie wird seit 1963 regelmäßig kontrolliert. Nach den Kotmengen unter den Hangplätzen zu urteilen, muß es sich hier um eine seit vielen Jahren besetzte Wochenstube handeln. Abb. 2 zeigt die Bestandsentwicklung dieser Kolonie. Demnach erreichte sie mit 16 ad. Individuen im Sommer 1964 ihren höchsten Stand. Die

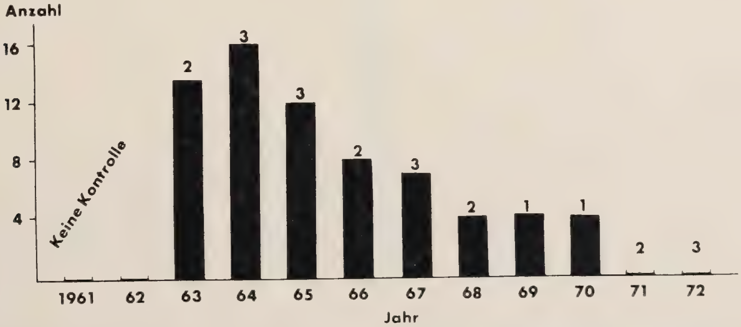


Abb. 2. Bestandsentwicklung der Eifeler *hipposideros*-Wochenstubenkolonie Nr. 8 seit 1963 (Zahlen über den Säulen = Anzahl der Jahreskontrollen).

folgenden Jahre waren durch eine stetige Abnahme gekennzeichnet. Die letzten 4 *hipposideros* traf ich am 6. 6. 1970 hier an. Sämtliche Kontrollen in den folgenden beiden Jahren blieben ohne Ergebnis. Mit Ausnahme des Sommers 1961 wurden Jungtiere in dieser Kolonie nicht nachgewiesen.

Frühester Beobachtungstermin: 5. Mai.

Letzter Beobachtungstermin: 14. September.

Weitere Fledermaus-Arten: In anderen Teilen des Gebäudes wurden regelmäßig während der Frühjahrs- und Herbstmonate einzelne *Myotis myotis* angetroffen. Außerdem hielt sich 1 *Plecotus*-♂ (spec. ?) am 24. 8. 1968 zwischen den Hufeisennasen auf.

Nr. 5

Diese, im Mosel-Mäandertal an der unteren Elz in einem Gebäude (184 m ü. NN) ansässige Kolonie kontrolliere ich seit 1966. Im Sommer dieses Jahres von 22 ad. aufgesucht (Abb. 3), ist diese Kolonie 1972 auf 3 Tiere zurückgegangen. Abgesehen von einem am 1. 7. 68 nachgewiesenen Muttertier mit einem Neugeborenen liegen keine Nachweise über Jungenaufzucht in dieser Kolonie vor.

Unter den hier ansässigen Kleinhufeisennasen wurden wiederholt Ringtiere beobachtet. Von 13 am 13. 10. 63 von Klemmer beringten Stücken fand ich eines am 20. 7. 67 verendet im Keller dieses Gebäudes. Ein am 14. 7. 66 gefangenes Weibchen dieser Serie wies keine freiliegenden Zitzen auf, d. h. es hat in jenem Jahr offenbar kein Junges aufgezogen. Ein anderes, am 23. 2. 49 im Hunsrück von Schmaus beringtes Stück wurde am 22. 7. 49 tot in diesem Quartier gefunden.

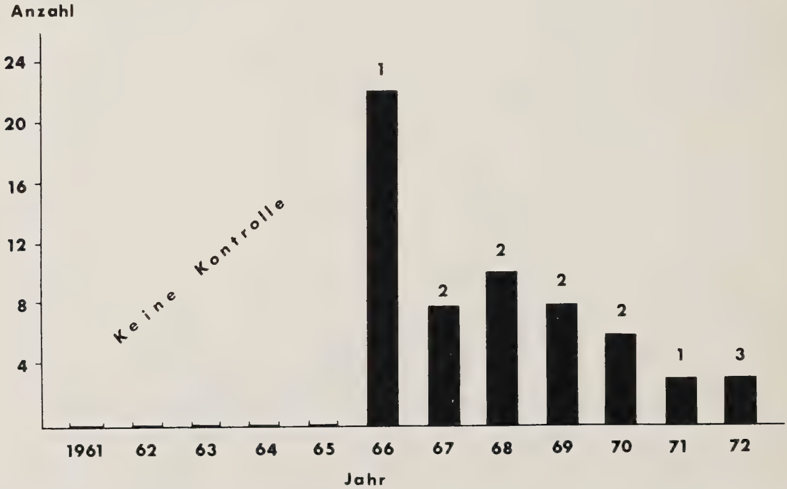


Abb. 3. Bestandsentwicklung der Eifeler *hipposideros*-Wochenstubenkolonie Nr. 5 seit 1966.

Ein Kellerraum dieses Gebäudes wird nachweislich im Herbst von einzelnen *hipposideros* aufgesucht, dient aber den Tieren offenbar nicht als Überwinterungsquartier.

Frühester Beobachtungstermin: 6. Juni.

Letzter Beobachtungstermin: 28. August.

Weitere Fledermaus-Arten: In diesem Gebäude wurden wiederholt einzelne *Myotis myotis* und *Barbastella barbastellus* nachgewiesen.

Nr. 18

Einen Überblick über die Bestandsentwicklung dieser, im nördlichen Ahr-Bergland in einer Kapelle (270 m ü. NN) befindlichen Kolonie gibt Abb. 4. In dem 1960 renovierten Dachboden traf ich 1961 bei meiner ersten Kontrolle 5 ad. *hipposideros* an. Aufgrund der im Dach verteilten Kotmenge kann angenommen werden, daß diese Kolonie ehemals kopfstark war. Unsere seit 1963 laufenden Plankontrollen dokumentieren den langsamen Verfall auch dieser Eifeler Kolonie. Seit 1968 ist sie verwaist.

Frühester Beobachtungstermin: 29. April.

Letzter Beobachtungstermin: 8. Oktober.

Weitere Fledermaus-Arten: Seit 1964 kontrollieren wir hier eine aus max. 25 Individuen bestehende Wochenstubengesellschaft von *Plecotus austriacus.*

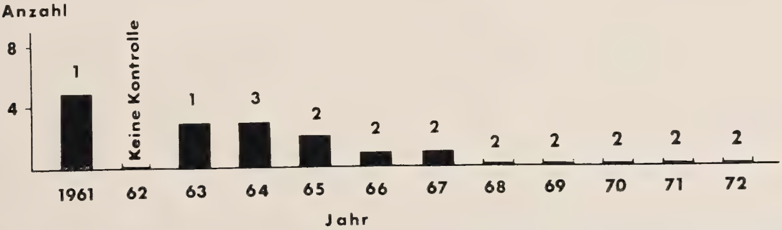


Abb. 4. Bestandsentwicklung der Eifeler *hipposideros*-Wochenstubenkolonie Nr. 18 seit 1961.

Nr. 1

Diese, mit max. ca. 40 ad. kopfstärkste Kolonie, auf die ich 1969 aufmerksam gemacht wurde, liegt bereits außerhalb der Eifel, sie kann aber noch zum Einzugsbereich der Eifeler Population gerechnet werden. Wie aus Abb. 5 ersichtlich, weist auch sie eine negative Bestandsentwicklung auf. Am 25. 7. 70 trafen wir noch 26 ad. an, während unter den Hangplätzen 4 verendete Junge (darunter eine Frühgeburt) lagen. Am 17. 7. des folgenden Jahres waren noch ca. 20 ad. anwesend, darunter 1 Muttertier, das ein Junges führte. 1 Embryo lag tot unter dem Hangplatz, ebenso fanden

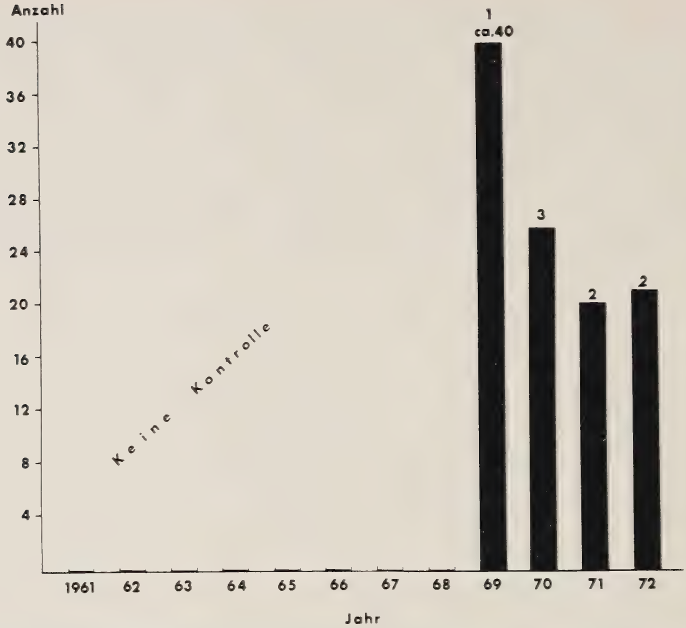


Abb. 5. Bestandsentwicklung der Luxemburger *hipposideros*-Wochenstubenkolonie Nr. 1 seit 1969.

wir hier 2 skelettierte adulte Stücke. 1972 wurden 21 ad., aber keine Jungen festgestellt (27./28. 6. und 30./31. 7.).

Weitere Fledermaus-Arten: In dem Gebäudekomplex befindet sich eine Wochenstubenkolonie von *Myotis myotis*. Ferner wurden folgende Arten in Dachkammern nachgewiesen: *Eptesicus serotinus, Plecotus austriacus* und *Myotis mystacinus*.

Nr. 4

Im Heizungskeller eines im unteren Mosel-Mäandertal gelegenen Hauses (165 m ü. NN), wo Klemmer im Sommer 1954 21 ♂ und 17 ♀ beringte, traf ich 15 Jahre später noch 3 Tiere an, darunter das von ihm beringte ♂ Rad. Z 17 115 (Mindestalter 16 Jahre). Während wir hier im Sommer 1971 noch 1 Ex. feststellten, war das Quartier 1972 vakant.

Weitere Fledermaus-Arten: Ein Solitärmännchen-Quartier von *Myotis myotis*.

Nr. 13 und 20

Im Bereich der unteren Wied (Westerwald) untersuchte Issel 1946—48 neben einer Anzahl von Winterquartieren auch 4 hipposideros-Wochenstuben, die ich im Sommer 1970 kontrollierte. Nach Issel (1948) waren z. B. am 12. 6. 46 in einer dieser Wochenstuben ca. 30 ad. anwesend, von denen er

2 ♂ und 8 ♀ fing. Unsere Kontrollen verliefen demgegenüber völlig erfolglos. Wir konnten auch keinen Kot finden, der auf Anwesenheit dieser Spezies in den letzten Jahren hinwies.

Nr. 23

Die Heizungsanlage eines Instituts der Universität Bonn ist seit mindestens 2 Jahrzehnten nicht mehr besetzt. Issel (1948) traf hier am 16. 8. 39 30 *Rh. hipposideros* an.

Nr. 12 und 15

Auf diese beiden in der Rheineifel (Nr. 12) bezw. im südlichen Ahrbergland (Nr. 15, ca. 200 m ü. NN) gelegenen Quartiere weisen nur noch größere Kotansammlungen hin. *Rh. hipposideros* wurde hier seit Beginn meiner Kontrollen im Jahre 1963 selbst nicht mehr nachgewiesen.

B. *Solitär-Sommerquartiere*

In diesem Abschnitt sind jene Hangplätze aufgeführt, die Einzelhufeisennasen während der Sommermonate als Tagesquartier dienen.

Nr. 2

In diesem, in der Wittlicher Senke gelegenen Quartier wurden 1971 und 1972 einzelne *hipposideros* angetroffen, ohne daß Brutverdacht besteht.

Weitere Fledermaus-Arten: In diesem Gebäudekomplex ist eine kopfstarke Mausohrkolonie ansässig.

Nr. 3

Nach Auskunft eines Forstbeamten hielten sich bis ca. 1967 im Dachboden seines in der Bitburger Hochfläche gelegenen Hauses (ca. 280 m ü. NN) einzelne Kleine Hufeisennasen auf.

C. *Winterquartiere*

Obwohl in allen Teilen der Eifel verlassene Bergwerkstollen und andere unterirdische Räume *hipposideros* Überwinterungsmöglichkeiten bieten, liegen Winterfunde nur aus einigen Gegenden vor. Soweit es sich dabei um Nachweise nach 1945 handelt, habe ich sie in der Übersichtskarte aufgeführt (Abb. 1: Nr. 6, 7, 9, 10, 11, 14, 16, 17, 19 und 22). Darüber hinaus habe ich das im Siebengebirge bei Bonn gelegene Fledermaus-Überwinterungsquartier „Ofenkaulen" (Nr. 21) aufgeführt, wo Issel am 10. und 11. 1. 48 28 Kleinhufeisennasen antraf. Während Engländer & Johnen (1960) hier 3 Jahre später noch 9 Tiere fanden, scheint *hipposideros* seit 1957/58 verschwunden zu sein (Engländer & Johnen 1960, Niethammer 1961 und Verf.).

Das nördlichste mir bekannt gewordene Überwinterungsquartier der Eifel, in der Mechernicher Voreifel gelegen (Nr. 22), wies nach Engländer & Johnen 1950/51 noch 10 *hipposideros* auf. Funde aus neuerer Zeit liegen nicht vor. Auch aus den Basaltsteinbrüchen Niedermendigs (Nr. 9), wo im

Winter 1950/51 noch 5 Tiere festgestellt wurden (Engländer & Johnen 1960), wurde die Art 1957/58—1962/63 vergeblich gesucht. In den von mir seit 1959/60 kontrollierten Stollen an der mittleren Ahr (Nr. 14, 17 und 19), wo 1961 noch 3 überwinterten und 2 Winter später noch 2 festgestellt wurden, ist *hipposideros* heute verschwunden. Das letzte Tier, ein ♂, fand ich bis einschließlich 1969/70 winterschlafend in einem Schieferstollen. Ferner sei noch erwähnt, daß ein Geologe bei Vermessungsarbeiten in einem Stollen der Gerolsteiner Kalkmulde (Nr. 6) am 13. 4. 68 eine frischtote Kleine Hufeisennase fand und mir übergab.

Diskussion

Die Populationsdichte der Kleinen Hufeisennase ist im Gebiet der Eifel und deren Randzonen im letzten Jahrzehnt kontinuierlich zurückgegangen, und zwar in einem Ausmaß, daß *Rh. hipposideros* gebietsweise bereits als verschwunden gelten kann. Das trifft namentlich für Teile der nördlichen und mittleren Eifel zu, aus denen mir trotz eingehender Kontrollen heute keine besetzten Quartiere mehr bekannt sind. Von 4 zu Beginn unserer Kontrollen noch teilweise kopfstarken Wochenstubengesellschaften sind inzwischen erloschen: Nr. 18 seit 1968, Nr. 8 seit 1971 und Nr. 4 seit 1972. Kolonie Nr. 5 wurde im Sommer 1972 noch von 3 *hipposideros* aufgesucht. Während in Sommer- und Winterquartieren 1966 noch insgesamt 32 Tiere festgestellt wurden, hat sich der Bestand bis Mitte 1972 auf 12,5 % reduziert (Tab. 2). Gegenwärtig ist außer der Wochenstubenkolonie an der unteren Elz (Nr. 5) nur noch ein Sommerquartier im Raum Trier (Nr. 2) besetzt. Von den außerhalb der Eifel — aber noch im Einzugsbereich dieser Population — gelegenen Sommerquartieren wird lediglich die Luxemburger Kolonie noch von einer Anzahl Hufeisennasen aufgesucht (1972 max. 21 ad. nachgewiesen). Die im ehemaligen Kontrollgebiet „Wiedtal" gelegenen Quartiere Issels sind verwaist.

Angesichts der hohen Standortgebundenheit von *hipposideros* überrascht es nicht, daß entsprechend den Sommerfunden auch die Nachweise in Winterquartieren ständig zurückgegangen sind. In den Stollen der mittleren Ahr fehlt die Art heute ebenso wie in den Basaltsteinbrüchen des Kreises

Tabelle 2: Rückgang der Kleinen Hufeisennase seit 1966 in der Eifel.

Tabelle 2:

Jahr:	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972
Anzahl	32	17	15	16	12	4	4
Prozentsatz im Vergleich zum Bestand 1966	—	53,1	46,8	50,0	37,5	12,5	12,5
Anzahl der Winter- und Sommerquartiere, in denen diese Tiere festgestellt wurden	5	4	4	3	4	2	2

Mayen. Das gleiche gilt für das Siebengebirge bei Bonn und das untere Wiedtal (Westerwald).

Unter Zugrundelegung der in Abb. 1 aufgeführten Fundpunkte würde die derzeitige Verbreitungsgrenze der Kleinen Hufeisennase im Gebiet der Eifel von Luxemburg (Quartier Nr. 1) ostwärts in den Raum Trier (Quartier Nr. 2) und zur Elzmündung (Quartier Nr. 5) verlaufen.

Bei einem Vergleich des Rückgangs von *Rhinolophus hipposideros* mit der Bestandsentwicklung anderer rheinischer Fledermaus-Arten ergeben sich einige Besonderheiten: 1. Der steile Abfall der Populationsdichte. Über die Ursachen des allgemeinen Rückgangs der Chiropteren in Europa wurde anläßlich der 2. Int. Bat Conference in Amsterdam 1970 diskutiert (Punt 1970, vergl. auch Stebbings 1971). Die Eifeler *hipposideros*-Quartiere liegen jedoch in Gebieten mit vergleichsweise extensiver land- und forstwirtschaftlicher Nutzung. Hinzu kommt, daß die verwaisten *hipposideros*-Hangplätze heute teilweise anderen Fledermausarten als Tages- bzw. Wochenstubenquartier dienen. — 2. Das nahezu völlige Fehlen von Jungen in den Wochenstuben (Abb. 5). Nur gelegentlich wurden einzelne Foeten und verendete Junge unter den Hangplätzen festgestellt, was mit Kaltlufteinbrüchen während der Geburtsperiode in Verbindung stehen könnte (vergl. „Erhöhte Jugendmortalität beim Mausohr [*Myotis myotis*]" Roer 1961). Aus den Eifeler *hipposideros*-Wochenstuben-Quartieren liegen folgende Jungennachweise vor:

3. 7. 61: In einer Ansammlung von 4 Tieren der Wochenstube Nr. 8 ein ♀ mit einem unter der Flughaut verborgenen Jungen.
1. 7. 68: In einem aus 10 ad. bestehenden Wochenstubenverband (Nr. 5) nur ein Muttertier mit einem Jungen festgestellt.

Auch in der Luxemburger Kolonie (Nr. 1) fehlt es an Jungennachwuchs:

26. 7. 70: Unter 24 Alttieren kein Junges.
17. 7. 71: Nur ein ♀ mit einem angeklammerten Jungen.
30./31. 7. 72: Weder verendete Junge unter dem Hangplatz noch Mütter mit Jungen festgestellt.

In der einschlägigen Literatur wurde das Nachwuchs-Problem bisher nicht erörtert, ebenso blieben Rückfragen bei Kollegen ergebnislos. Lediglich Issel (1948) weist unter Bezugnahme auf seine Untersuchungen im Wiedtal darauf hin, daß weibliche Kleinhufeisennasen — obwohl keineswegs steril — „häufiger nicht befruchtet" seien. Eine Parallele zu meinen Befunden habe ich weder bei den Eifeler Mausohren (*Myotis myotis*) noch bei den beiden Langohren (*Plecotus austriacus* und *auritus*) feststellen können. Es handelt sich hier ebenfalls um hausbewohnende Spezies, die sich in ihren Quartieren ungestört beobachten lassen.

Zusammenfassung

Die Populationsentwicklung der Kleinen Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)* ist im Gebiet der Eifel und deren Randgebieten Auszählungen in Wochenstuben seit 1961/63 zufolge stark rückläufig. Von 4 Sommerkolonien mit je max. 22 ad. Individuen war 1972 noch eine mit 3 Tieren besetzt, und in einer weiteren im benachbarten Luxemburg ansässigen Wochenstubenkolonie ging der Bestand von etwa 40 ad. im Sommer 1969 auf 21 im Jahre 1972 zurück. Junge wurden in diesen Wochenstuben nur in Einzelfällen nachgewiesen. Während 1966 insgesamt 32 Kleine Hufeisennasen in der Eifel registriert werden konnten, waren es 1972 noch 4 (12,5 %). Die Ursachen dieses Rückgangs werden erörtert. Da *Rh. hipposideros* zur Gruppe der standortgebundenen Arten zählt, sind Abwanderungen in benachbarte Gebiete auszuschließen. Ebenso kann der allgemein in Europa zu verzeichnende langsame Bestandsschwund der Chiropteren nicht allein zur Erklärung dieses plötzlichen Zusammenbruchs der *hipposideros*-Population herangezogen werden, zumal in diesen Wochenstuben gegenwärtig andere Spezies ansässig sind. Über die kausalen Zusammenhänge des Nachwuchsmangels bei der Kleinen Hufeisennase lassen sich derzeit nur Vermutungen anstellen, nämlich:

1. Pestizidbedingte Sterilität
2. Abnehmende Aussichten des Sichfindens der Geschlechter während der Paarungszeit, sobald die Populationsdichte eine bestimmte Grenze unterschreitet. Standortgebundene Spezies erscheinen gefährdeter als wanderfähige.

Summary

A recent count in the nurseries has revealed that the population of the lesser horseshoe-bat *(Rhinolophus hipposideros)* has shrunk considerable in the region of the Eifel and its fringe areas since the last counts were taken in 1961/63. Of 4 summer colonies, the largest of which had a maximum of 22 adult animals, only 3 were still occupied, and in a further neighbouring nurserycolony in Luxembourg, the number had dropped from about 40 adults in summer 1969 to 21 in 1972. The existence of young could be established in isolated cases only. Whereas a total of 32 lesser horseshoe-bats was recorded in the Eifel in 1966, there were only 4 (12,5 %) in 1972. The reasons for this drop are discussed in this paper. Since *Rh. hipposideros* belong to the quarter-loyalty species, migration to neighbouring areas can be ruled out. Neither can the gradual retrogression of the chiroptera, which has been registered througout Europe, explain the sudden collaps of the *hipposideros* population, particulary since other species have currently taken up residence in these nurseries.

Literatur

Braaksma, S. (1970): The distribution of bats in the Netherlands. Bijdragen tot de Dierkunde 40 : 10—12.

Feldmann, R. (1967): Bestandsentwicklung und heutiges Areal der Kleinhufeisennase, *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800), im mittleren Europa. Säugetierkundliche Mitteilungen 15 : 43—49.

— (1971): Bestand und Wandel in der Besetzung altbekannter westfälischer Fledermausquartiere. Decheniana-Beiheft Nr 18 : 67—69.

Gaisler, J. (1967): 18 Jahre alte Kleine Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros).* Myotis, Bonn 5 : 19.

Gaisler, J. & M. Klima (1968): Das Geschlechterverhältnis bei Feten und Jungen einiger Fledermausarten. Z. Säugetierkunde 33 : 352—357.

Handtke, K. (1968): Verbreitung, Häufigkeit und Ortstreue der Fledermäuse in den Winterquartieren des Harzes und seines nördlichen Vorlandes. Naturkundl. Jahresberichte Museum Heineanum 3 : 124—191.

Harmata, W. (1971): Vorläufige Ergebnisse der Fledermaus-Beringung in den Höhlen des Kraków-Częstochowa-Jura (Polen) in den Jahren 1954—1968. Decheniana-Beiheft Nr. 18 : 57—61.

Helversen, O. v. & H. Pieper (1965): Gemeinsame Erarbeitung von detaillierten Fledermaus-Verbreitungskarten des mitteleuropäischen Raumes. Myotis, Bonn 3 : 17—18.

Issel, W. (1948): Ökologische Untersuchungen an der Kleinen Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros* [Bechstein]) im mittleren Rheinland und dem Altmühltal. (Dissertation, Universität München) 57 pp.

— (1950: Ökologische Untersuchungen an der Kleinen Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros* (Bechstein)) im mittleren Rheinland und unteren Altmühltal. Zool. Jahrbücher, Abtl. Systematik, Ökologie und Geographie 79 : 71—86.

Kepka, O. (1960): Die Ergebnisse der Fledermausberingung in der Steiermark vom Jahr 1949 bis 1960. Bonn. zool. Beitr., Sonderheft 11 : 54—76.

Mrkos, H. (1962): Fledermausbeobachtungen in der Hermannshöhle bei Kirchberg am Wechsel/Niederösterreich. Bonn. zool. Beitr. 13 : 274—283.

Niethammer, J. (1961): Verzeichnis der Säugetiere des mittleren Westdeutschlands. Decheniana 114 : 75—98.

Pohle, H. (1936): Über die Verbreitung der Hufeisennasen in Deutschland. Z. Säugetierkunde 11 : 344—349.

Punt, A. (1970): Round table discussion on bat-conservation — Summary. Bijdragen tot de Dierkunde 40 : 3—4.

Roer, H. (1962): Erhöhte Jugendmortalität des Mausohrs *(Myotis myotis)* im Sommerhalbjahr 1961. Bonn. zool. Beitr. 13 : 260—273.

— (1971): Weitere Ergebnisse und Aufgaben der Fledermausberingung in Europa. Decheniana-Beiheft Nr. 18 : 121—144.

Schober, W. (1971): Zur Verbreitung der Fledermäuse in der DDR (1945—1970). Nyctalus, Halle/S. 3 : 1—50.

Stebbings, R. E. (1971): Bats, their life and conservation. J. Devon Trust nat. cons. 4 : 29—36.

Wijngaarden, A. v., V. v. Laar & M. D. M. Trommel (1971): De verspreiding van de nederlandse zoogdieren. Lutra, Leiden 13 : 1—44.

Zimmermann, W. (1971): Zur Kenntnis der Fledermäuse *(Chiroptera, Mammalia)* in Westthüringen. Abh. Ber. Mus. Nat. Gotha, 77—94.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Roer, 53 Bonn, Adenauerallee 160. Zool. Forschungsinstitut und Mus. A. Koenig.

Zur Brutbiologie des Pirols *(Oriolus oriolus)*

Von

HANNA-MARIA ZIPPELIUS

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn.
Direktor: Prof. Dr. H. Schneider

In mehreren aufeinanderfolgenden Sommern hatte ich Gelegenheit, in der Nähe von Bonn einige Pirolpaare beim Nestbau und bei der Aufzucht der Jungen zu beobachten. Meine Freilandbeobachtungen konnte ich an handaufgezogenen Jungvögeln ergänzen. So lückenhaft die vorliegenden Beobachtungen sind, so erschien mir doch angesichts der Schwierigkeit und der seltenen Gelegenheit, Pirole im Freiland zu beobachten, ihre Mitteilung in kurzer Form gerechtfertigt.

Nestbau

In einem dichten Mischwaldgebiet legen Pirole ihre Nester bevorzugt in einzelnen hochwüchsigen Eichen, sog. Überhältern, in einer Höhe von durchschnittlich 6—12 m über dem Boden an. Eines der Nester war an einem weit ausladenden Ast (ca. $3^1/_2$ m vom Stamm entfernt) in einer Astgabel angebracht und bei Sturm erheblichen seitlichen wie auch Höhenschwankungen ausgesetzt. Ein anderes Nest dagegen, in 12 m Höhe an einem schwachen Zweig dicht am Stamm gebaut, wurde kaum von Windstößen getroffen. Weitere Pirolnester fanden mein Mitarbeiter, Herr Josef Weber, und ich in in Pappeln, Eßkastanien und eines in einem Kirschbaum in einem verwilderten Obstgarten nur 80 cm über der Erde (letzteres auffallenderweise an zwei aufeinanderfolgenden Jahren am gleichen Ast). In dicht besiedelten Gebieten liegen die Nester ungefähr 300 m auseinander.

Leider ist es uns nie gelungen, die ersten Anfänge des Nestbaues zu beobachten. Wenn wir die Nester entdeckten, waren regelmäßig schon die ersten Haltefäden zwischen den beiden Ästen der Astgabel angelegt. Das Auffinden der Nester wird durch das Verhalten des Weibchens erschwert. Wenn es mit Nistmaterial anfliegt, landet es nicht im Nistbaum, sondern immer in einem der Nachbarbäume, um dann unbemerkt im Blattgewirr der Baumkronen zu seinem Nest zu gelangen.

Wie schon Labitte (1951) und Reinsch (1958 und 1959) berichten, baut allein das Weibchen das Nest und trägt auch allein das Nistmaterial zusammen, während das Männchen in der Nähe auf einem Baum sitzt und singt oder bei Beunruhigung den Warnlaut hören läßt.

Kommt das Weibchen mit Nistmaterial, z. B. einem langen Halm im Schnabel angeflogen, so setzt es sich auf einen der beiden das Nest tragenden Zweige, stopft mit dem Schnabel den Halm in die Nestinnenwand und springt dann in das Nest hinein, auch wenn dieses noch sehr unvollkommen ist. Von hier aus arbeitet es dann weiter. Es legt das eine Ende des Halmes über den Nestrand, greift dann von innen durch die Seitenwand des Nestes, faßt den Halm, zieht ihn nach innen und verflicht ihn im Nestboden oder in der Nestinnenwand. Manchmal wird der Halm auch noch ein zweites Mal über den Nestrand geschlungen, ehe er im Nest verankert wird. An einem der von uns beobachteten Nester ging von der das Nest tragenden Astgabel ein kleiner Querast ab; an ihm wurden zahlreiche

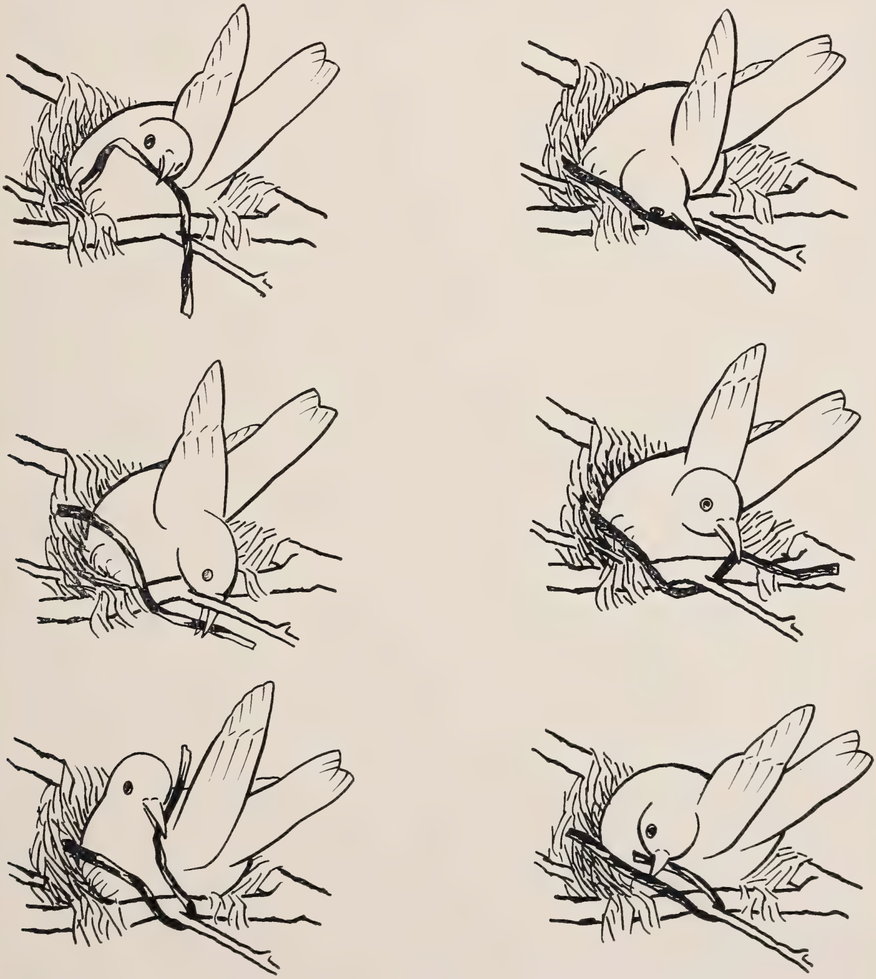


Abb. 1—6. Der Nestbau des Pirolweibchens nach Aufnahmen mit einer 16 mm Film-Kamera, gezeichnet mit Film-Analyser der Fa. Lytax (Hamburg). Erklärung der einzelnen Bilder im Text.

Haltefäden befestigt. Dazu legt der Vogel vom Nestinnern aus den Halm über den Zweig, greift dann unter dem Zweig durch und zieht den Halm wieder ins Nest zurück. Durch Zurücklegen des Kopfes zieht der Vogel den Faden so fest an, bis er nicht mehr nachgibt, erst dann verflicht er ihn weiter in der Nestinnenwand (Abb. 1—6)[1]. Sind die Nestwände stabiler, so arbeitet der Vogel weiter vom Nestinnern aus, greift aber nicht mehr durch die Seitenwände hindurch, sondern nur noch über den Nestrand, um die Halmenenden an der Nestaußenwand zu befestigen. Zwischendurch kuschelt sich das Weibchen tief ins Nest, stemmt sich mit Brust und Flügelbugen gegen die Wände und macht Drehbewegungen, um so die Nestmulde zu formen. Papierfetzen, die Pirole bekanntlich im Nest verbauen, werden vom im Nest sitzenden Vogel entweder von innen in die Seitenwand gestopft oder durch Übergreifen über den Nestrand in der Außenwand befestigt. Weiße Papierfetzen scheinen eine starke Anziehungskraft auf ein nestbauendes Weibchen auszuüben. So beobachtete ich an einer Waldschneise, wie ein Weibchen aus einer Baumkrone sehr gezielt auf ein Stück weißes Papier am Boden herabstieß und damit sofort wieder aufflog. Schon während des Bauens verteidigt das Weibchen sein Nest und verfolgt z. B. ein Eichhörnchen, das auf dem Nachbarbaum herumklettert, indem es warnend von Ast zu Ast hinter ihm herhüpft. Solange das Weibchen am Nest baut, vertreibt es auch das Männchen aus der Nestnähe.

Ein handaufgezogener Pirol zeigte im ersten Frühjahr Ende Mai typisches Nestbauverhalten. Als erstes erwachte sein Interesse für alle Fäden, die in der Voliere oder an der Volierenwand herumhingen. Er versuchte, sie durch Zurückbiegen des Kopfes loszureißen. Er arbeitete so intensiv, daß er das Perlonnetz, das als Käfigbespannung diente, an mehreren Stellen zerriß. Mit trockenen Grashalmen und Bastfäden fing er sofort an zu bauen. Er nahm einen Faden in den Schnabel, legte ihn über den Ast einer Astgabel, griff dann unter dem Ast durch und holte eines der Fadenenden hervor, um es erneut über den Ast zu legen. So wurde ein Fadenende zwei- bis dreimal um den Zweig geschlungen. Wenn eines der Enden danach noch lang genug war, nahm der Vogel es in den Schnabel, hüpfte damit auf den anderen Ast der Astgabel und legte den Faden dort ab. Entweder ließ er ihn einfach hängen oder er zupfte immer wieder daran herum und legte ihn in seltenen Fällen auch noch einmal um den Ast, so daß der Faden jetzt an beiden Ästen der Astgabel verschlungen war. Auf diese Weise verarbeitete er mehrere Fäden. Kurze Bastfäden wurden nur mehrfach um einen Ast geschlungen und blieben dann lose hängen, während ausreichend lange Fäden stets über den gegenüberliegenden Ast der Astgabel gelegt wurden. Mehr als das Herumschlingen einzelner Fäden um die Äste einer Astgabel zeigte dieser Vorfall nicht, es entstand kein Nest. Aber man kann sich durchaus vorstellen, daß der Anfang des Nestbaues sich in der

---

[1] Die Abb. 1—6 wurden nach Filmaufnahmen mit einer Bolex 4 16 gezeichnet.

Weise vollzieht, daß ausreichend lange Fäden, nachdem sie durch Herumschlingen um den Ast befestigt sind, als Spannfäden ausgelegt werden. Auch an weißen Papierresten zeigte sich dieser Vogel interessiert, er nahm sie mit dem Schnabel auf, flog damit im Käfig umher und schlug sie mehrfach gegen die Unterlage, wie er es mit Beutetieren tut, um sie dann planlos wieder fallenzulassen. Das beschriebene Verhalten war nur in der für den Nestbau typischen Jahreszeit zu beobachten, später zeigte der Vogel keinerlei Interesse an Nistmaterial.

Nach Reinsch (1958) baut das Weibchen durchschnittlich neun Tage an dem Nest und beginnt ein bis zwei Tage nach der Fertigstellung mit der Eiablage.

Aufzucht und Entwicklung der Jungen

Die Jungen schlüpfen nach einer Brutdauer von 16—17 Tagen. Sie sperren in den ersten Lebenstagen allein auf den Erschütterungsreiz hin, der vom Altvogel sowohl beim Landen wie auch beim Abflug vom Nest gesetzt wird. Schon Heinroth (1924) beschrieb die eigentümliche Sperrbewegung junger Pirole, bei der sie den Kopf ständig drehend hin- und herbewegen; außerdem lassen sie leise Bettellaute hören. Ich selbst habe immer nur das Weibchen beim Brüten beobachtet, während andere Beobachter berichten, daß es — vor allem in den Mittagsstunden — kurz vom Männchen abgelöst wird. Beim Füttern der Jungen wechseln sich Männchen und Weibchen regelmäßig ab, nur selten sieht man die Altvögel zusammen auf dem Nestrand sitzen. Nach der Fütterung fliegt der Altvogel nicht gleich ab, sondern bleibt — seine Jungen beobachtend — auf dem Nestrand sitzen. Ganz regelmäßig gibt nach der Fütterung immer eines der Jungen Kot ab, dazu richtet es den After nach oben und spreizt die zwar noch kurzen, aber schon leuchtend gelben Schwanzfedern. Auf dieses Zeichen hin nimmt der Altvogel das austretende Kotsäckchen auf, das er verschluckt oder vom 10. Lebenstag der Jungen an fortträgt. Noch kurz vor dem Ausfliegen, wenn die Jungen bereits auf dem Nestrand stehen, wird ihnen das Kotsäckchen von den Altvögeln abgenommen.

In den ersten Lebenstagen sperren die noch blinden Jungen stets senkrecht nach oben, später sperren die sehenden Jungen gerichtet auf den Kopf des Altvogels. Wenn sie auf Sicht hin sperren, kommt es oft vor, daß sie wieder senkrecht nach oben sperren und zwar immer dann, wenn der Altvogel über das Nest hinwegfliegt oder oberhalb vom Nest im Baum sitzt. Auch die sehenden Jungen sperren noch — allerdings immer nur kurz — auf den Erschütterungsreiz hin, so immer, wenn der Altvogel nach der Fütterung vom Nest abfliegt. Ertönt der Warnruf, so hören die Jungen sofort auf zu sperren und ducken sich stumm ins Nest. Heinroth schreibt, daß junge Pirole beim Betteln nur die Hälse hochrecken, die Körper aber fest in der Nestmulde liegen. Das trifft jedoch nur für die erst wenige Tage alten Pirole zu; sind sie älter, so recken sie sich beim Sperren hoch über den Nestrand hinaus.

Die größeren Jungen werden neben Insekten vor allem mit Kirschen gefüttert. Da diese aber vielfach für sie zu groß sind, um sie herunterzuschlucken, drückt der Altvogel zunächst jedem der Jungvögel ein paar Tropfen Kirschsaft in den Schnabel, bis dann der Kirschrest von einem der Jungen heruntergewürgt werden kann.

Die größeren Jungen putzen sich viel im Nest und recken die Flügel; vor allem wenn ein Windstoß das Nest trifft, schlagen sie lebhaft mit den Flügeln. Sie sind aber stets — wie auch Heinroth schreibt — ganz fest im Nestboden verkrallt, so daß sie, auch wenn das Nest beim Sturm bis zu 90° gekippt wird, nicht hinausfallen. Bei Sonne sitzen die Jungen mit offenen Schnäbeln hechelnd im Nest. Die älteren Jungen werden kaum noch gehudert und wenn, dann nur vom Weibchen. Ganz regelmäßig erscheint das Weibchen aber kurz vor starken Regengüssen am Nest, um sich schützend über die Jungen zu setzen.

Junge Pirole fliegen nach einer Nestzeit von 16—17 Tagen aus. Am Tag vor dem Ausfliegen stehen sie schon auf dem Nestrand, bewegen die Flügel, hüpfen auf den Zweig, an dem das Nest hängt, um aber wieder in das Nest zurückzukehren. Die Jungen werden von den Altvögeln auch auf dem Nestrand gefüttert und zwar bevorzugt gegenüber den im Nest verbliebenen, was sicher auch nach dem Prinzip geschieht, daß immer dasjenige Junge bevorzugt wird, das seinen Schnabel am höchsten reckt. Da die Jungen aber abwechselnd auf dem Nestrand sitzen und auch wieder ins Nest zurückhüpfen, bekommt jedes ausreichend Futter.

Die Jungvögel verlassen zu einem Zeitpunkt das Nest, zu dem sie noch recht ungeschickt fliegen. In der Regel bleiben sie einige Tage in der Nähe des Nestes. Auf einen Lockruf der Altvögel antworten sie mit einem durchdringend klingenden Standortlaut, der am besten mit „djiep djiep djieb" wiederzugeben ist. Jungvögel, die während der Nestzeit im Wachstum hinter ihren Geschwistern zurückgeblieben sind, verlassen mit den übrigen Jungen das Nest. Sie landen jedoch häufig am Boden, wo sie — wie ich beobachten konnte — von den Eltern auch gefüttert werden. Die Altvögel sind nach dem Ausfliegen der Jungen außerordentlich scheu. Den Nestbezirk, in dem sich die Jungen in den ersten Tagen nach dem Ausfliegen aufhalten, verteidigen sie aber noch gegen einfliegende Krähen und Eichelhäher.

Noch Anfang August beobachteten wir eine Pirolfamilie — Männchen und Weibchen mit vier Jungen — bei der gemeinsamen Nahrungssuche in einem Holunderbusch. Diese Beobachtung zeigt, daß die Familien doch wohl bis zum Wegzug zusammenbleiben.

Beobachtungen an handaufgezogenen Tieren

Die Jungen wurden einen Tag vor dem Ausfliegen aus dem Nest genommen. Zu dieser Zeit tragen junge Pirole an Hals, Brust und Bauch die sehr weiche und lockere Nestbefiederung, die nach und nach vermausert wird. Etwa sechs Wochen nach dem Zeitpunkt des Ausfliegens war bei den handaufgezogenen Tieren diese erste Mauser des Kleingefieders abgeschlossen; das zweite Jugendkleid ähnelt der Befiederung des Weibchens.

Schon am 2. Tag der Haltung betteln die Jungen ihren Pfleger an. Sie behalten diese kindlichen Bettelgebärden bei, auch wenn sie bereits selbständig fressen. Als erwachsene einjährige Tiere zeigen sie sie gegenüber dem Pfleger vor allem immer dann, wenn sie sehr hungrig sind und zwar auch in diesem Alter noch mit den typischen Bettelbewegungen und Bettellauten des Jungvogels, eine Erscheinung, die auch an anderen handaufgezogenen Singvögeln beobachtet wurde (Sauer 1955).

Außer den Bettellauten lassen die aus dem Nest genommenen Jungvögel vom ersten Tag an den Standortlaut hören und zwar immer dann, wenn man den Pirolruf imitiert oder ihn ihnen vom Tonband vorspielt. Im Alter von acht Wochen hörte ich die ersten Warnrufe der Jungen. Ein Jungvogel mit der Befiederung eines Weibchens begann im Frühjahr des 2. Lebensjahres immer dann, wenn er den Pirolruf hörte, mit einem leisen melodischen Gesang, der aber keinerlei Ähnlichkeit mit dem Pirolruf oder dem Gesang des Männchens erkennen ließ. Später im Sommer reagierte er nicht mehr auf den Ruf des Männchens. Dieser Vogel zeigte im Frühjahr auch das zuvor beschriebene Nestbauverhalten.

Sehr kennzeichnend für das Verhalten eines handaufgezogenen Pirols ist, daß er auch als erwachsener Vogel zahm bleibt und Futter aus der Hand des Pflegers nimmt, aber nur solange er die Möglichkeit hat, von oben auf den Pfleger herabzusehen. Als Vogel der Baumwipfel gerät er in panische Angst, wenn der Mensch über ihm oder auch nur in gleicher Höhe mit ihm steht. In solchen Situationen beruhigt er sich erst wieder, wenn er die Möglichkeit hat, einen erhöhten Platz einzunehmen. Außerdem bleiben auch diese mit dem Menschen vertrauten Tiere außerordentlich schreckhaft gegenüber nur geringfügigen Veränderungen in ihrer Umwelt.

Zur Mauser

In drei aufeinanderfolgenden Jahren konnte ich an einem in Gefangenschaft lebenden Pirol den Verlauf der Mauser beobachten. Der Pirol gehört zu den palaearktischen Zugvögeln, die ihre Schwingen erst im tropischen Winterquartier erneuern. Unter den Bedingungen der Gefangenschaft setzt die Mauser dementsprechend Mitte Februar/Anfang März ein und zwar beginnt sie mit der Kleingefiedermauser. Es wird zunächst das Körpergefieder am Bauch, am Rücken und an den Oberschenkeln gewechselt. Auffallend war, daß das Tier regelmäßig zu Beginn der Mauser eine Woche lang hungerte. Es machte dabei körperlich durchaus einen gesunden Eindruck, es erwies sich in dieser Zeit sogar als besonders aggressiv, auch gegenüber dem sonst vertrauten Pfleger. Noch während der Kleingefiedermauser beginnt der Wechsel der Steuerfedern (S) und zwar mit S_1. In einem Zeitraum von 20 Tagen folgen S_2—S_5, in einem Abstand von weiteren 14 Tagen folgt S_6 (Prot. 1). Demzufolge fallen in einem Zeitraum von c. 30 Tagen die Steuerfedern in zentrifugaler Folge aus. Bereits nach 20 Tagen ist S_1 zur Hälfte, nach weiteren 10 Tagen voll ausgewachsen. Das gleiche gilt für S_{2-5}, die ebenfalls jeweils nach 18 Tagen bis etwa zur Hälfte nachgewachsen sind.

Noch ehe der Wechsel der Steuerfedern abgeschlossen ist, beginnt die Handschwingenmauser und zwar in descendenter Folge von H_1 nach H_{10} (Prot. 2). Nach meinen Beobachtungen vergehen durchschnittlich 70 Tage vom Ausfall von H_1 bis zum Verhornen von H_{10}. Die Handschwingen fallen in Abständen von durchschnittlich 6—7 Tagen aus, im Extrem habe ich auch einen Zeitabstand von nur 4 Tagen zwischen dem Ausfall zweier benachbarter Handschwingen beobachten können. Das bedeutet, daß stets gleichzeitig mehrere Handschwingen heranwachsen und nicht, wie von langsam mausernden Singvögeln bekannt, eine Handschwinge erst dann ausfällt, wenn ihre Vorgängerin fast ausgewachsen ist. Beim Pirol z. B. ist, wenn H_7 ausfällt, nur erst H_1 völlig ausgewachsen. Im Durchschnitt braucht eine Handschwinge 25—27 Tage bis zum Verhornen. Einschränkend möchte ich betonen, daß diese Beobachtungen an einem unter Gefangenschaftsbedingungen lebenden Tier gemacht wurden, Bedingungen, die möglicherweise zu Störungen im Mauserablauf führen können. Allerdings konnte ich die Beobachtungen in drei aufeinanderfolgenden Jahren bestätigen. Auffallend war, daß stets am rechten Flügel die Mauser einsetzte und alle Vorgänge am linken Flügel in einem zeitlichen Abstand von 6—7 Tagen folgten, d. h. wenn H_1 rechts ausgefallen war, so folgte H_1 des linken Flügels im Abstand von 6—7 Tagen. Die Handdecken werden zugleich mit den Handschwingen gewechselt.

Noch ehe die Handschwingenmauser abgeschlossen ist, beginnt bereits der Wechsel der Armschwingen (A). In der Regel fällt zuerst A_1 aus und ehe sie herausgewachsen ist, folgt bereits A_2. Doch war bei der Armschwingenmauser nicht eine solche Regelmäßigkeit zu beobachten wie bei der Handschwingenmauser, auf A_2 konnte auch A_7 folgen, anschließend A_8 und A_9. Wir beobachten beim Pirol — wie Stresemann (1966) allgemein für die Passeres angibt — zwei Foci, einmal A_1 sowie A_7, von denen aus der Federwechsel ascendent fortschreitet. Über den zeitlichen Ablauf der Armschwingenmauser kann ich leider keine genauen Angaben machen.

Protokolle:

23. 2. bis 2. 3. 1970	Hungerperiode und beginnende Kleingefiedermauser
Prot. 1	**S-Mauser** (Angaben nur für die rechte Schwanzseite, links waren alle Vorgänge um 1—2 Tage verzögert)
3. 3. 1970	Ausfall von S_1
19. 3. 1970	Ausfall von S_2 und S_3
23. 3. 1970	Ausfall von S_4 und S_5
	S_1 in halber Länge bereits nachgewachsen
31. 3. 1970	S_1 voll ausgewachsen
5. 4. 1970	S_2—S_5 etwa auf halbe Länge nachgewachsen (S_4 und S_5 noch etwas kürzer als S_2 und S_3)
	Ausfall von S_6
14. 4. 1970	S_2—S_5 ausgewachsen

Prot. 2 **H-Mauser** (Angaben nur für rechten Flügel)

20. 2. 1971	H_1	bereits neu
	$H_{2, 3, 4}$	auf halbe Länge ausgewachsen
	$H_{5, 6}$	ca. 1/3 der Gesamtlänge (H_6 etwas kürzer)[1]
	H_7	ausgefallen
	$H_{8, 9, 10}$	noch alt
2. 3. 1971	H_{1-5}	voll ausgewachsen
	H_6	es fehlt noch 1 cm an der vollen Länge
	H_7	etwa 3,5 cm lang
	H_8	noch völlig im Kiel, 2 cm lang
	H_9	ausgefallen
	H_{10}	noch alt
8. 3. 1971	H_{10}	ausgefallen
17. 3. 1971	H_{1-6}	voll ausgewachsen
	H_7	fast ausgewachsen, es fehlt noch 1 cm an der vollen Länge
	H_8	auf 2/3 der Länge ausgewachsen
	H_9	etwa 3 cm lang, im Kiel, an der Spitze offen
	H_{10}	etwa 2 cm lang im Kiel
23. 3. 1971	H_{1-8}	voll ausgewachsen
	H_9	es fehlt noch 1 cm an der vollen Länge
	H_{10}	etwa 3,5 cm lang
28. 4. 1971	H_{1-10}	voll ausgewachsen

Zusammenfassung

In mehreren aufeinanderfolgenden Brutperioden hatte ich Gelegenheit, Pirolpaare beim Nestbau und bei der Jungenaufzucht zu beobachten. Beim Pirol trägt allein das Weibchen Nistmaterial zusammen und baut das Nest. Es bevorzugt hierzu trockene Halme, die es um die Äste einer Astgabel herumschlingt und verflicht. Ergänzende Beobachtungen zum Nestbau machte ich an handaufgezogenen Tieren unter Gefangenschaftsbedingungen.

---

[1] Da die Länge der auswachsenden Federn am lebenden Tier gemessen wurden, können verständlicherweise keine sehr genauen Angaben gemacht werden.

Die Jungen schlüpfen nach einer Brutdauer von 16—17 Tagen. Beim Sperren bewegen sie den Kopf ständig drehend hin und her und lassen dabei den artgemäßen Bettellaut hören.

Beim Füttern der Jungen lösen sich Männchen und Weibchen ab, die Jungen werden bevorzugt mit Insekten und Kirschen gefüttert. Die Abnahme des Kotsäckchens der Jungen erfolgt regelmäßig nach der Fütterung. Nach einer Nestlingszeit von 16—17 Tagen verlassen junge Pirole das Nest, um aber zunächst noch in Nestnähe zu bleiben. Sie werden weiterhin von den Eltern gefüttert und machen durch einen Standortlaut auf sich aufmerksam.

Nach unseren Beobachtungen bleiben Pirolfamilien bis zum Wegzug Anfang August zusammen.

Handaufgezogene Tiere bleiben zahm und zeigen die kindlichen Bettelbewegungen gegenüber dem Pfleger noch zu einem Zeitpunkt, zu dem sie bereits selbständig Futter aufnehmen.

Weiterhin werden Beobachtungen zur Lautentwicklung, zum Fluchtverhalten und zur Mauser der Jungvögel mitgeteilt.

Summary

During several consecutive breeding seasons, nest building and rearing of the young by pairs of the Golden Oriole *(Oriolus oriolus)* were observed. Only the female gathers nesting material and builds the nest. She prefers dry grass stems, which she threads and entwines around the two prongs of a twig. Nest-building behavior in captive, hand- reared birds was also studied.

The young hatch after 16—17 days of incubation. During food-begging, they turn their head and move it back and forth, and utter the species-specific food-begging call.

The male and female take turns in feeding the young. They are fed primarily with insects and cherries. The fecal pellet of the young is regularly removed after feeding. After 16—17 days, the young orioles leave the nest, but remain in the vicinity. The parents continue to feed the young and alert them by means of a „location call".

According to our observations, the oriole families stay together until fall migration starts in the beginning of August. Hand-reared birds remain tame and display the juvenile food-begging movements towards the caretaker. They continue to do this even after they have begun to feed independently.

Observations concerning the ontogeny of vocalization, flight behavior, and the moulting of the immature birds are also reported.

Literatur

Heinroth, O. und M. (1924): Die Vögel Mitteleuropas. Bermühler — Berlin.

Labitte, G. (1951): Notes sur la biologie de reproduction *d'Oriolus oriolus* (L.) en pays Drouais. Alauda 19, 40—48.

Reinsch, A. (1958): Am Nest des Pirols *(Oriolus oriolus)*. Vogelwelt, 79, 154 bis 157.

— (1959): Beobachtungen am Nest des Pirols *(Oriolus oriolus)*. Vogelwelt 80, 149 bis 156.

Sauer, F. (1955): Entwicklung und Regression angeborenen Verhaltens bei der Dorngrasmücke *(Sylvia c. communis)*. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, 218—226.

Stresemann, E. und V. (1966): Die Mauser der Vögel, J. Orn. 107, 1—445, Sonderheft.

Anschrift der Verfasserin: Doz. Dr. Hanna-Maria Zippelius, 5351 Kommern, Zingsheimer Tal 9.

(Aus dem Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften, Leningrad)

Zur Verbreitung einiger Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei¹)

Von

ILJA S. DAREWSKI

Durch die freundliche Vermittlung von Herrn Dr. Wolfgang Böhme (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn) hatte ich Gelegenheit, kleinere Aufsammlungen von Eidechsen der Untergattung *Archaeolacerta* kennenzulernen, die in den Jahren 1967 bis 1970 in verschiedenen Provinzen der Türkei zusammengebracht worden waren. Im folgenden werden die Ergebnisse der Bearbeitung dieses Materials mitgeteilt, welches die in der Literatur niedergelegten Kenntnisse über die Verbreitung einiger Arten und Unterarten in Kleinasien bemerkenswert erweitert.

1. *Lacerta armeniaca* Méhély

ZFMK-H (Zool. Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Herpetol. Abtlg.) 6528 (♂), 6529 (♀), 6530 (♀), 6531 (♂). Zigana-gecidi, vil., Trabzon, VIII. 1970, leg. Ch. Schubert.

Das Hauptareal dieser parthenogenetischen Art liegt im östlichen Transkaukasien. Bis vor kurzem galt, daß es sich nur unwesentlich auf die angrenzenden Provinzen der Türkei erstreckt. Die wenigen bekannten türkischen Fundpunkte lagen im Nordteil der Vilayets Kars und Artwin am Nordostrand des Landes (Nesterow 1921, Darewski 1965). Völlig unerwartet ist daher der Nachweis dieser Art für den Zigana-Paß im östlichen Pontus, ungefähr 240 km westlich der vorher bekannten Verbreitungsgrenze. In Pholidose und Färbung unterscheiden sich die hier untersuchten Exemplare praktisch nicht von den Eidechsen aus den östlichen Teilen des Areals. Der einzige Unterschied zwischen ihnen besteht darin, daß bei allen 4 Tieren eine vollständige Reihe von 10—13 Supraziliargranula vorhanden ist. Bei kaukasischen Exemplaren beträgt die Zahl dieser Granula nicht mehr als 8, und sie bilden niemals eine vollständige Reihe. In Anbetracht der Variabilität dieses Merkmals innerhalb des nun bekannten Areals kann man schließen, daß die Zahl der Granula klinhaft von Osten nach Westen ansteigt. Interessant ist auch, daß bei dem Exemplar Nr. 6530 der Minimalwert für die Dorsalschuppen, um die Rumpfmitte gezählt, für diese Art erreicht wird (38). Gewöhnlich bewegt sich ihre Anzahl zwischen 42 und 47. Bis zur gegenwärtigen Zeit wurde unter mehr als 1000 untersuchten *L. armeniaca* aus verschiedenen Arealteilen nur 1 ♂ gefunden (Darewski 1966). Es

---

1) Übertragung des russ. Manuskriptes durch W. Böhme, Bonn.

Tabelle: Maße der Felseidechsen aus der Türkei.

ZFMK H-NR	sex	Kopf-Rumpf länge in mm	Schwanz-Länge in mm[1])	Dorsalia quer	Gularia	Femoral-poren r/l
Lacerta armeniaca						
6528	♂	51	97	47	28	19/20
6529	♀	62	—	42	28	17/18
6530	♀	57	—	38	28	17/17
6531	♂	37	—	42	29	19/21
Lacerta saxicola valentini						
6534	♀	60	116	52	28	19/19
6533	♀	71	105	53	29	18/18
Lacerta armeniaca x *L. saxicola valentini*						
6535	♀	43	—	49	24	17/18
Lacerta rudis rudis						
6536	♂	80	45	—	30	18/19
Lacerta saxicola lantzicyreni						
6527	♂	70	127	58	26	20/21
Lacerta saxicola tristis						
6508	♂	67	—	57	31	21/21
6509	♂	71	—	53	29	19/20
6510	♂	48	86	53	30	20/20
6511	♂	52	88	49	27	18/19
6512	♂	68	—	48	30	18/21
6513	♀	67	—	52	27	16/17
6514	♀	67	118	46	24	18/19
6515	♀	68	—	49	27	21/19
6516	♀	66	114	50	34	22/20
6517	♀	65	107	50	29	19/20
6518	♂	57	—	45	26	22/19
6519	♀	58	—	49	28	19/20
6520	♀	50	—	56	26	20/20
6521	♀	47	—	46	30	21/20
6522	♀	31	56	52	25	17/17
6523	♂	65	130	54	31	21/20
6524	♂	59	117	53	27	19/22
6525	♀	61	—	47	28	19/20
6526	♀	56	—	48	29	20/18
Lacerta saxicola nairensis						
6532	♀	66	—	52	26	20/21
Lacerta danfordi anatolica						
6500	♂	67	143	58	24	20/20

---

[1]) Nur vollständige Schwänze gemessen.

ist daher von ganz besonderem Interesse, daß unter den 4 am Zigana-Paß erbeuteten Tieren dieser parthenogenetischen Art sich 2 als ♂ herausstellten! Die zu kleine Serie erlaubt nicht, Vorstellungen über das tatsächliche Geschlechterverhältnis in dieser Population zu bekommen, aber es ist theoretisch durchaus denkbar, daß sie sich als zweigeschlechtig erweist, und dadurch bei dieser Art das Phänomen der geographischen Parthenogenese vorliegt! Diese interessante Frage erfordert eine gesonderte Erforschung. Man muß auch im Auge haben, daß außer *L. armeniaca* am Zigana-Paß die bisexuelle Form *L. saxicola lantzicyreni* lebt, weshalb man das Vorkommen steriler, triploider Hybriden erwarten darf, die durch die Verbastardierung von parthenogenetischen und zweigeschlechtigen Arten der Felseidechsen entstehen. Solche Hybriden sind zum Beispiel aus der nordöstlichen Türkei bekannt, in der Vermischungszone zwischen *L. armenica* und *L. saxicola valentini.*

2. *Lacerta saxicola valentini* Boettger

ZFMK-H 6533 (♀), 6534 (♀). Yalnizcam-gecidi, vil. Artwin, VIII. 1970, leg. Ch. Schubert.

Auf türkischem Boden ist diese Eidechse nur aus den Hochgebirgsgegenden im Nordosten des Landes bekannt, aus den Vilayets Kars und Artwin. Ebenfalls aus dem Yalnizcam-Gebirge habe ich sie unter der Benennung *L. saxicola terentjevi* angeführt, aus der Aufsammlung von H. Steiner. Allerdings wurde dieser Name von mir später in die Synonymie von *L. saxicola valentini* gestellt (Darewski 1965 a, 1965 b).

3. *Lacerta armeniaca* × *Lacerta saxicola valentini*

ZFMK-H 6535 (steriles, triploides ♀), Yalnizcam-gecidi, VIII. 1970, leg. Ch. Schubert.

Die Hybridnatur dieses Exemplares wurde aufgrund der charakteristischen Anordnung der Schläfenbeschuppung und außerdem durch das Vorhandensein stark reduzierter Ovarien und Ovidukte festgestellt. Wie ich früher festgestellt habe, sind die Bastarde zwischen parthenogenetischen und zweigeschlechtigen Arten der Felseidechsen, speziell zwischen *L. armeniaca* und *L. saxicola valentini,* sterile, triploide ♀ (Darewski und Kulikowa 1961). Ein entsprechender Hybrid wurde im Yalnizcam-Gebirge 1962 von H. Steiner gesammelt (Darewski 1965).

4. *Lacerta saxicola lantzicyreni* Darewski und Eiselt

ZFMK-H 6527 (♂), Zigana-gecidi, vil. Trabzon, VIII. 1970, leg. Ch. Schubert.

Vom Zigana-Paß war diese Form schon länger bekannt (Mertens 1952). Es ist interessant, daß sich unser Exemplar in einer Serie mit einigen hier gefangenen *L. armenica* befand. Die echte Sympatrie der genannten Arten erlaubt, hier das Vorkommen von sterilen, triploiden Hybriden zu erwarten, entsprechend dem oben behandelten zwischen *L. armeniaca* und *L. saxicola valentini.*

5. *Lacerta saxicola tristis* Lantz et Cyrén

ZFMK-H 6508-6521 (6 ♂, 8 ♀), Cangal (Ayancik), vil. Sinop; 6522 (♀), Ilgazgecidi, vil. Cankiri; 6523-6524 (2 ♂), Isirganlik, vil. Kastamonu; VIII. 1967, leg. G. Heidemann. 6525-6526 (2 ♀), Gerede, vil. Bolu, VIII. 1970, leg. Ch. Schubert.

Die angeführten Fundorte erweitern unsere gegenwärtige Kenntnis der Verbreitung dieser Unterart. Das Studium der durchgesehenen Exemplare gestattet auch, die Grenzen der infrasubspezifischen Variabilität zu erweitern (Darewski 1967). Unter Hinzunahme der neuen Daten variiert die Zahl der Rückenschuppen um die Rumpfmitte bei *L. saxicola tristis* von 46 bis 57, die Zahl der Gularia von 24 bis 34.

6. *Lacerta saxicola nairensis* Darewski

ZFMK-H 6532 (♀). 110 km östl. Erzerum, VIII. 1968, leg. O. Stemmler.

Der angeführte Fundort fällt nicht aus dem bekannten Areal dieser Unterart heraus, die in meiner Monographie beschrieben wurde (Darewski 1967).

7. *Lacerta rudis rudis* Bedriaga

ZFMK-H 6536 (♂), Hopa, vil. Artwin, leg. Ch. Schubert, VIII. 1970.

8. *Lacerta danfordi anatolica* Werner

ZFMK-H 6536 (♂), Ulu Dag, vil. Bursa, IV. 1969, leg. W. Böhme und Ch. Schubert.

Der angegebene Fundort liegt ungefähr 100 km nordwestlich vom nächstgelegenen Vorkommen dieser Art im vilayet Eskisehir (Bodenheimer 1944). Mertens (1952) nennt diese Art auch für den Boz-Dag im Vilayet Izmir. Das untersuchte Exemplar hat 8 Längsreihen von Bauchschuppen. Es ist interessant, daß der neue Fundort von *Lacerta danfordi anatolica* mit der terra typica von *Lacerta saxicola bithynica* zusammenfällt, wo die beiden Arten offenbar sympatrisch vorkommen.

Zusammenfassung

Die Auswertung kleinerer Aufsammlungen anatolischer Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* ergab neue Kenntnisse der Verbreitung sowie der Variationsbreite einiger Arten und Unterarten in der Türkei. Hervorzuheben ist das Auffinden weiterer ♂ bei der parthenogenetischen Art *Lacerta armeniaca,* wodurch das Problem der geographischen Parthenogenese berührt wird.

Summary

The investigation of some small collections of Anatolian rock lizards (subgenus *Archaeolacerta)* lead to some new data concerning the occurence and variability of some species and subspecies in Turkey. Important is the discovery of further

males in the parthenogenetic species *Lacerta armeniaca*. This concerns the problem of the so called geographical parthenogenesis.

Literatur

Bodenheimer, F. S. (1944): Introduction into the knowledge of the Amphibia and Reptilia of Turkey. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 9, 1—78.

Darewski, I. S. (1965 a): Was ist *Lacerta saxicola valentini* Boettger? (Reptilia, Sauria). Senck. biol., Frankfurt/Main, 46, 4 : 461—466.

— (1965) b): Bemerkungen zu einigen von Herrn H. Steiner in der nordöstlichen Türkei gesammelten Felseidechsen *(Lacerta saxicola* Eversmann). Ann. Naturhist. Mus. Wien, 68, 383—386.

— (1966): Natural Parthenogenesis in a Polymorphic Group of Caucasian Rock Lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. J. Ohio Herp. Soc., 5, 2 : 115 bis 152.

— (1967): Skalnye jaschtscherizy Kawkasa. Leningrad (Nauka), 214 pp.

Darewski, I. S., und J. Eiselt (1967): Ein neuer Name für *Lacerta saxicola mehelyi* Lantz et Cyrén 1936. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 70; 107.

Darewski, I. S., und V. N. Kulikowa (1961): Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der Kaukasischen Felseidechse *(Lacerta saxicola* Eversmann). Zool. Jahrb., Syst., Jena, 89, 1: 119—176.

Mertens, R. (1952): Amphibien und Reptilien aus der Türkei. Rev. Fac. Sci. Istanbul, Ser. B, 17, 41—75.

Nesterow, P. W. (1912): K gerpetologii jugo-sapadnowo Sakawkasa i pogranitschnoj tschasti Maloj Asii. Jeshegodn. Zool. Mus. Imp. Akad. Nauk, 17, 61—85.

Anschrift des Verfassers: Dr. Ilja S. Darewski, Zool. Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Leningrad W-164, UdSSR.

Schutzmaßnahmen zur Erhaltung der Primaten

Die Internationale Primatologische Gesellschaft (Anschrift: Delta Regional Primate Research Center, Tulane University, Covington, Louisiana 70433, U. S. A.) appelliert mit nachstehendem, in Übersetzung vorgelegtem Aufruf an alle verantwortungsbewußten Wissenschaftler und Gesetzgeber, sämtliche nichtmenschlichen Primaten und ihre natürlichen Biotope unter Schutz zu stellen, sowie die Käfigung von Primaten auf einen selektionierten wissenschaftlichen Gebrauch zu beschränken. Angesichts der großen Gefahr der Dezimierung und Ausrottung nichtmenschlicher Primaten durch einen unmäßigen Fang und die Zerstörung der natürlichen Lebensräume verdient dieser Aufruf Beachtung und sofortige weite Verbreitung.

Die „International Union for the Conservation of Nature" (IUCN) hat rund 275 Säugetier- und 300 Vogelarten als selten und gefährdet gekennzeichnet, darunter 49 Arten und Unterarten von Primaten. Das bedeutet, daß gegenwärtig mehr als 10 % aller Primatenarten durch Ausrottung bedroht sind.

Seit 1600 A. D. sind mehr als 120 Arten von Vögeln und Säugetieren ausgestorben, ein Mehrfaches der natürlichen Aussterberate. Zur Zeit stirbt pro Jahr eine Wirbeltierart aus. Mit großer Wahrscheinlichkeit werden in den kommenden 30 bis 50 Jahren über 100 weitere Arten vernichtet werden, wenn Wissenschaftler und Gesetzgeber sich nicht sofort für umfangreiche Schutzmaßnahmen einsetzen und diese auch durchführen.

Für die Bedrohung der nichtmenschlichen Primaten liegen eine Reihe von Gründen vor. Die meisten Arten sind arboreal und daher durch Kahlschlag ihrer Waldbiotope (z. B. für die Holzwirtschaft, Urbanisierung u. a.), durch Feuerrodung, Herbicide, Entblätterung der Wälder mit Hilfe von Chemikalien im Dschungelkrieg, aber auch durch Aufforstung der zerstörten Lebensräume in Form von Monokulturen sehr gefährdet. In den landwirtschaftlichen Gebieten vor allem der sogenannten Entwicklungsländer werden die vielen graminivoren und frugivoren Primaten von den oft hungernden Menschen als unerwünschte Nahrungskonkurrenten verfolgt und erschlagen. Ihr bisheriger, vielfach auf religiösen Vorstellungen begründeter Schutz wird unter den sich rasch wandelnden Auffassungen der Menschen zusehends hinfällig. In weiten Gebieten Asiens wird noch immer Jagd auf Affen zur Nahrung und für medizinische sowie magische Zwecke gemacht. Kommerzielle Unternehmungen in aller Welt verhandeln jährlich noch hunderttausende Frischfänge von Primaten für Forschungszwecke, Liebhaber u. a. Selbst in Gebieten extrem gefährdeter und und bereits geschützter Arten finden kommerzielle Unternehmer noch immer Mittel und Wege des Fangs, Exports und Verkaufs. Eine gesamte

Ordnung der Säugetiere ist damit durch den Menschen, einem Produkt der Evolution dieser Tiergruppe, schwerstens in ihrer Existenz gefährdet.

Aufruf zum Schutz nichtmenschlicher Primaten

Die Internationale Primatologische Gesellschaft, die sich aus Wissenschaftlern vieler Disziplinen und verschiedener Länder zusammensetzt,

— ist sich bewußt, daß die nichtmenschlichen Primaten als die nächsten Verwandten des Menschen eine einzigartige Bedeutung haben und wichtige Forschungsobjekte der biologischen und medizinischen Wissenschaften, ganz besonders als Modelle zur Bereicherung unserer Kenntnis des Menschen und seines Gesundheitswesens darstellen;

— sie erkennt ihre Verantwortlichkeit hinsichtlich des Schutzes sämtlicher rezenter Primatenarten;

— sie stellt fest, daß unter der heutigen Bevölkerungszunahme der Menschheit und der immer größer werdenden Ausbeutung der nichtmenschlichen Primaten und ihrer Lebensräume durch den Menschen eine Reihe von Arten und Unterarten in ihrer Existenz äußerst bedroht und andere in ihren Beständen drastisch reduziert worden sind.

Aus diesen Gründen unterbreitet die Gesellschaft in aller Dringlichkeit den verantwortlichen internationalen und nationalen Organisationen folgenden Aufruf:

1. Wissenschaftler sollen die Verwendung nichtmenschlicher Primaten auf selektive Forschungsprojekte beschränken, wenn möglich andere Organismen als Modelle heranziehen, und mit gefährdeten und seltenen Arten keine Forschungen durchführen, die ihr Überleben in ihren natürlichen Biotopen in Frage stellen würden.
2. Wissenschaftler sollen zum Schutz nichtmenschlicher Primaten weiterhin wie folgt beitragen:
    — Einführung und Beachtung humaner und zuverlässiger Methoden des Fangs, Transports und der Betreuung der für die Forschung erforderlichen Tiere;
    — Unterstützung der Bestrebungen, daß die Haltung aller Primaten für Liebhaberei verboten werde;
    — Einsatz für die Einführung, Durchführung und internationale Unterstützung von Gesetzen und Maßnahmen bezüglich des Erwerbs, Fangs und Transports nichtmenschlicher Primaten;
    — Bemühung um eine Vertiefung des Wissens über die natürliche Verbreitung und den Bestand der Populationen nichtmenschlicher Primaten sowie Haltungs- und Zuchtmethoden, die zur Erhaltung der Primaten in ihren natürlichen Lebensräumen beitragen;

— Förderung der Entwicklung ständiger Zuchten;

— Bemühung um Unterstützung der Schutzbestrebungen und finanzielle Hilfe von Regierungsinstitutionen, Forschungsinstituten, pharmazeutischen und anderen Industrien.

Die Internationale Primatologische Gesellschaft bekennt sich zu diesem Aufruf, um das Überleben aller Primaten und die Erhaltung ihrer natürlichen Lebensräume für die Zukunft und für die stete Bereicherung der gesamten Menschheit zu sichern.

Als Beispiel der Gefährdung einer Artengruppe und der jüngsten Bemühungen ihrer Erhaltung sei die zu den neuweltlichen Callithricidae gehörende Gattung der Löwenäffchen, *Leontocebus* Wagner, 1839, erwähnt. Die Tiere leben in den Waldgebieten Brasiliens. Das große Löwenäffchen *(L. rosalia),* das ursprünglich in einem 500 × 100 km großen Montanwaldstreifen in den Staaten Rio de Janeiro und Espírito Santo verbreitet war, ist durch Entwaldung, Urbanisierung und Tierhandel auf einen Bestand von etwa 500 Tieren auf kleinem Raum reduziert. Der Bestand nimmt weiterhin rapide ab. Zuchterfolge mit gekäfigten Tieren sind bis jetzt äußerst minimal und unzulänglich geblieben; die Tiere der zweiten Generation stellen ihre Fortpflanzung ein. Vom Goldrumpf-Löwenäffchen *(L. chrysopygus)* leben gegenwärtig nur noch etwa 100 Tiere im westlichen São Paulo. Das Goldkopf-Löwenäffchen *(L. chrysomelas)* steht mit einer einzigen Population von nur noch wenigen Tieren in einem kleinen, in Privatbesitz befindlichen und für Holz- und Farmwirtschaft stark genutzten Gebiet an der Grenze des Aussterbens. Es sind gegenwärtig Bestrebungen im Gange, für die Löwenäffchen ein Schutzgebiet und eine Zuchtstation im natürlichen Verbreitungsraum zu errichten, letztere im Tijuca National Park, Rio de Janeiro.

Allgemein ist zu erwarten, daß die Einrichtung von Zuchtprogrammen und die Führung von Zuchtbüchern die wichtigste Grundlage der Haltung und Nutzung aller Primatenarten für die Forschung werden wird.

Quellennachweis

Hampton, S. H. (1972): Golden Lion Marmoset Conference. Science 177, 86—87.

Hofer, H., Schultz, A. H., und D. Starck (1956): Primatologia. Handbuch der Primatenkunde. I Systematik, Phylogenie, Ontogenie. 1063 S., Karger, Basel.

Primate Information Center, University of Washington (1972): Current primate references, September 1, S. 1.

Southwick, Ch. H., Siddiqi, M. R., und M. F. Siddiqi (1970): Primate populations and biomedical research. Science 170, 1051—1054.

E. G. Franz Sauer

Buchbesprechungen

Erz, W. (1972): Nationalpark Wattenmeer. Mit 140 S., 20 Abb., 8 Tafeln und 3 Karten. Parey, Hamburg und Berlin.

Wenn heute Ökologen fachkundig über Umweltprobleme schreiben, haben sie meist Unerfreuliches zu berichten. Nicht so der Autor dieses Buches, der das einen jeden Naturfreund begeisternde Projekt eines 2. deutschen Nationalparkes behandelt. Zwar verschweigt auch er nicht Fehlplanungen und Sünden der Vergangenheit (und Gegenwart), aber in der Schilderung der Landschaft und Lebewelt des Wattenmeeres und der Entwicklung eines Programmes für diesen Nationalpark überwiegen doch optimistische Aspekte, denen man sich umso freudiger anschließen möchte, als sich Verf. als überaus erfahrener und kritischer Kenner der Materie erweist, der zugleich fesselnd über die Entwicklung des Naturschutz- und Nationalparkgedankens zu berichten weiß.
G. N.

Heinzel, H., Fitter, R., und J. Parslow (1972): Pareys Vogelbuch. Alle Vögel Europas, Nordafrikas und des Mittleren Ostens. Übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. G. Niethammer und Dr. Hans E. Wolters. 324 Seiten mit 2840 farbigen Abbildungen. Parey, Hamburg und Berlin. DM 16,—.

1954 begann der Siegeszug des Peterson, der bis heute durch keine der vielen Neuerscheinungen auf diesem Gebiet gebremst werden konnte. Aus demselben Verlag kommt nun als willkommene Ergänzung zu diesem Standardwerk der Feldornithologie, das sich ja auf die Vögel Europas beschränkt, der langerwartete Heinzel in der deutschen Bearbeitung von Niethammer-Wolters. Als erstes deutschsprachiges Vogelbestimmungsbuch behandelt es alle Vogelarten zwischen Ural im Osten und Azoren im Westen, Spitzbergen im Norden und Sahara im Süden.

Bestechend und überaus praktisch ist die Konzeption, für jede Vogelart Verbreitungskarte, Text und Abbildung(en) nebeneinander anzuordnen. Dabei sind Karte und Text stets auf der linken, die Abbildungen stets auf der rechten Buchseite. Das Auffinden einer Art ist deshalb schon beim schnellen Durchblättern möglich, was ja vergleichsweise beim Peterson schwierig ist. Die gesuchte Information kann dank der übersichtlichen Gestaltung auf einen Blick entnommen werden.

Die Verbreitungskarten von Parslow sind vierfarbig und geben detailliert Auskunft über Brutgebiete (aufgeteilt für Sommer- und Jahresvögel), Durchzugs- und Überwinterungsgebiete. Besser kann man Verbreitungsangaben in einem Taschenbuch nicht mehr machen. Der Text von Fitter wurde von den Übersetzern gründlich überarbeitet. In Kurzform werden die wichtigsten Erkennungsmerkmale aufgezeigt. Die vom Peterson her bekannten 5 Symbole kennzeichnen auch hier Vorkommen und Häufigkeit in Deutschland. Sinnvoll ist das neu hinzugekommene 6. Symbol für nur lokal vorkommende Brutvögel (halb gefüllter Kreis).

Die Krönung des Buches sind die Abbildungen von Heinzel. Die Steifheit der Petersonschen Seitenansichten wird hier durch eine lebendigere Darstellung ersetzt, ohne daß dadurch Bestimmungsmerkmale undeutlich würden. Zusätzlich bringt H. als erfahrener Vogelkenner bei schwierig anzusprechenden Arten ergänzende Darstellungen, ja zeigt sogar die im Felde unterscheidbaren Rassen. So sind die lebendigen Darstellungen der Enten mit schwimmendem Paar im Vordergrund, fliegender Gruppe im Hintergrund und einer Sondertafel mit allen fliegenden Entenweibchen mustergültig. Nicht minder erwähnenswert ist die ausführliche Behandlung der Greife und Limikolen, letztere mit Sommerkleid, Winterkleid und Flugbild in einer Reihe.

Dieses Taschenbuch ist rundum gelungen. Es kann und soll den bewährten Peterson nicht ersetzen, ergänzt ihn jedoch vorzüglich. Man hätte dieses gelungene Werk jedoch zumindest alternativ in einer solideren Aufmachung anbieten sollen. Die Paperback-Aufmachung ist felduntauglich. Der Druck erfolgte im Offsetverfahren, wodurch ein einheitliches Papier verwendet werden konnte. Dies ist ein Vorteil, weil man dadurch gleichmäßig blättern kann. Die stumpfe Oberfläche des Offsetpapiers läßt jedoch die brillianten Farben der Abbildungen nicht recht hervortreten.

Dieses Buch gehört auf jeden Fall in die Hand eines jeden Vogelkundlers!

T. Macke

Bentley, P. J. (1971): Endocrines and Osmoregulation. A Comparative Account of the Regulation of Water und Salt in Vertebrates. Mit 300 S. und 29 Abb. Zoophysiology and Ecology Vol. 1. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Der Wasser- und Salzhaushalt der Wirbeltiere ist eines der fesselndsten Kapitel aus der vergleichenden Physiologie. Der vorliegende Überblick beleuchtet die vielfältigen Aspekte recht gleichmäßig und nach dem neuesten Stand: die Orte der Aufnahme und Abgabe von Wasser und Salz, die Rolle von aktivem und passivem Transport, die Probleme bei Wasserwirbeltieren mit durchlässiger Haut und abweichender Konzentration in der Umgebung gegenüber dem Körper, die Strategien bei Wassermangel und der Notwendigkeit, Meerwasser zu verwerten, und die hormonale Steuerung zur Erhaltung eines konstanten osmotischen Druckes in den Körperflüssigkeiten. Eine fruchtbare Behandlung all dieser Fragen erfordert biochemisches, anatomisches und ökologisches Grundwissen, wie es gut verständlich und leicht lesbar im vorliegenden Überblick dargeboten wird. Wie der Autor feststellt, hat sich beim Schreiben des Buches das Gewicht von den hormonalen Regulationsmechanismen derart auf die Grundlagen verschoben, daß der Titel „Osmoregulation und Hormone" zweckmäßiger gewesen wäre. Eine originelle, nach Inhalt und Didaktik gleichermaßen empfehlenswerte Darstellung.

J. Niethammer

Sachs, L. (1972): Statistische Methoden. 2. Auflage XIII + 105 S. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Dieser „Soforthelfer für Praktiker in Naturwissenschaft, Medizin, Technik, Wirtschaft, Psychologie und Soziologie" in Taschenbuchformat ist eine äußerst knappe und übersichtliche Einführung in statistische Arbeitsmethoden. Er bringt die wichtigsten parametrischen und einige non-parametrische Tests für den Vergleich von Mittelwerten und der Korrelation. Wie die sehr viel ausführlicheren „Statistischen Auswertungsmethoden" vom gleichen Autor (Besprechung der 3. Auflage hier 23, 179) dürfte dieses Taschenbuch besonders bei Anfängern eine weite Verbreitung finden.

G. Rheinwald

Tembrock, G. (1971): Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich. Wissenschaftliche Taschenbücher Bd. 93 und 94. Mit 281 S. und 59 Abb., Akademie-Verlag Berlin; Pergamon Press Oxford; Vieweg u. Sohn, Braunschweig.

Anliegen der beiden vorliegenden Bändchen ist es, die in der Technik entwickelte Informationstheorie auf den „Informationswechsel" (analog zu Form- und Stoffwechsel) im Tierreich anzuwenden, die Terminologie zu übertragen und die biologischen Daten hierfür zu sammeln und zu ordnen. Nach Behandlung allgemeiner Fragen wie der Entropie in der Informationstheorie oder der Kanalkapazität werden physiologische, ethologische, genetische und phylogenetische Grundlagen besprochen, sodann wird die Informationsübertragung nach der übermittelnden Energieform (mechanisch, elektrisch, optisch etc.) erörtert.

Die Betrachtungsweise ist für den Biologen vielfach neu und fremdartig, manchmal vielleicht auch befremdend, sicherlich aber sehr anregend. Darüber hinaus findet der Zoologe eine moderne Zusammenstellung von Befunden etwa über geruchliche oder akustische Signale, aber auch alle sonstigen Entwicklungen in der Kenntnis über die Produktion, Bedeutung, Aufnahme und Verarbeitung von Informationen im Tierreich. Da es sich um eine Erstauflage handelt, sind die nicht seltenen Druckfehler zu entschuldigen. Ferner ist *Peromyscus* keine Taschenmaus (S. 113). In der Tabelle über die oberen Hörgrenzen finden sich die widersprüchlichen Angaben: Wanderratte 70 kHz, „Weiße Ratte" (die gleiche Art!) 35 kHz.

J. Niethammer

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

**ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN**

SCHRIFTLEITUNG:
Prof. Dr. GÜNTHER NIETHAMMER

Heft 1 - 4 · 24. JAHRGANG · 1973

BONN 1973

SELBSTVERLAG

SMITHSONIAN
MAY 27 1974
LIBRARIES

Vom 24. Jahrgang, 1973, erschienen

Heft	1/2 (p. 1—160)	Juni 1973
Heft	3 (p. 161—330)	September 1973
Heft	4 (p. 331—425)	Februar 1974

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 1-4 Jahrgang 24 1973

Inhalt des 24. Jahrganges:

Seite

Dr. phil. Hans Kumerloeve 70 Jahre ... 161

Dr. Karl-Heinz Lüling 60 Jahre ... 331

Baytop, T.: Neue Beobachtungen über die Verbreitung des kleinasiatischen Leoparden *(Panthera pardus tulliana)* in der Türkei ... 183

Beretzk, P., A. Keve und I. Sterbetz: Der Sichelstrandläufer in Ungarn ... 325

Böhme, W.: Erstnachweis zweier Eidechsengattungen für die Türkei ... 394

Chappuis, C., H. Heim de Balsac und J. Vielliard: Destribution, reproduction, manifestations vocales et affinités du Bruant cendré 302

Dontschev, St.: Zur Avifauna Bulgariens ... 323

Eisentraut, M.: Mammalogische Notizen aus Kamerun ... 355

Harrison, D. L.: Some comparative features of the skulls of Wolves *(Canis lupus* Linn.) and Pariah Dogs *(Canis familiaris* Linn.) from the Arabian Peninsula and neighbouring lands ... 185

Hus, S.: Naturschutz, Wildschutz und Jagdwesen in der Türkei ... 227

Klockenhoff, H.: Zur Taxonomie einiger auf Rabenvögeln lebenden Federlinge der Gattung *Myrsidea* (Mallophaga) ... 399

—, G. Rheinwald und M. Wink: Mallophagenbefall bei Vögeln ... 122

Köster, F., und H. Stoewesand: Schildläuse als Honigtaulieferanten für Kolibris und Insekten ... 15

Koning, F. J.: Quantitative Angaben über die in der Türkei überwinternden Anatiden ... 219

Kosswig, C.: Über die Ausbreitungswege sogenannter perimediterraner Süßwasserfische ... 165

Kosswig, L.: Ergebnisse von Beringungen im Vogelparadies am Manyassee (Türkei) ... 178

Kunkel, H.: Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluß von Ameisen ... 105

Langner, S.: Zur Biologie des Hochlandkolibris *Oreotrochilus estella* in den Anden Boliviens ... 24

Lindner, K.: Das Gedicht vom Vogelfang des Nemesian ... 204

Madel, G.: Zur Biologie des Hummelparasiten *Sphaerularia bombi* Dufour 1886 (Nematoda, Tylenchida) ... 134

Seite
Mertens, R.: Zur Kenntnis des iranischen Wüstenwarans 233
Naumann, C. M.: Ein ehemaliges Wildyak-Vorkommen im afghanischen Pamir 249
Naumann, C., und J. Niethammer: Zur Säugetierfauna des afghanischen Pamir und des Wakhan 237
Niethammer, G.: Zur Vogelwelt des afghanischen Pamir und des Darwaz 270
Niethammer, J.: Das Mauswiesel *(Mustela nivalis)* in Afghanistan 1
— Wurfgrößen griechischer Wühlmäuse (Microtinae) 361
Nogge, G.: Ornithologische Beobachtungen im afghanischen Pamir 254
Olert, J.: Schädelmessungen an rheinischen Wald- und Schabrackenspitzmäusen 366
Reichholf, H. und J.: „Honigtau" der Bracaatinga-Schildlaus als Winternahrung von Kolibiris (Trochilidae) in Süd-Brasilien 7
Rheinwald G.: Die Flügellänge der Mehlschwalbe: Altersabhängigkeit, Geschlechtsunterschied und Vergleich zweier Populationen 374
Robin, P.: Comportement des colonies de *Geronticus eremita* dans le sud marocain, lors des periodes de sécheresse 317
Roer, H.: Über die Ursachen hoher Jugendmortalität beim Mausohr, *Myotis myotis* (Chiroptera, Mamm.) 332
Schaefer, H.: Zur Faunengeschichte der Fledermäuse in der Hohen Tatra 342
Schneider, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia) 51
Siegfried, W. R., und P. G. H. Frost: Body Temperature of the Lammergeier *Gypaetus barbatus* (Aves: Accipitridae) 387
Schüz, E., und C. König: Geier und Mensch mit Deutung archäologischer Funde in Kleinasien 192
Spitzer, G.: Zur Verbreitung der Formen von *Panurus biarmicus* in der Westpaläarktis 291
Thiede, W. und U.: Zur Biologie des Turmfalken *(Falco tinnunculus)* in Nepal 285
Vierke, J.: Das Wasserspucken der Arten der Gattung *Colisa* (Pisces: Anabantidae) 62
Zippelius, H.-M.: Das Kopfabwärtsklettern des Kleibers *(Sitta europaea)* 48
Buchbesprechungen 152, 417
Nachrichten 160

Verzeichnis der Neubeschreibungen des laufenden Jahrganges

Insecta

Myrsidea australiensis mellori subsp. nov., Klockenhoff 412
Myrsidea splendenticola spec. nov., Klockenhoff 409

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

**ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN**

SCHRIFTLEITUNG:

PROF. DR. GÜNTHER NIETHAMMER

HEFT 1/2 · 24. JAHRGANG · 1973

BONN 1973

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
Heft 1/2 24/1973

Ausgegeben im Juni 1973

Die Zeitschrift „Bonner Zoologische Beiträge" ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 9,— DM je Heft bzw. 36,— DM je Jahrgang (einschl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen bei Vorausbestellung für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 1,35 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,85 DM; bis 30 S. 2,25 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 0,90 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,15 DM; bis 30 S. 1,45 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,75 DM je Exempl.; bis 20 S. 0,90 DM; bis 30 S. 1,10 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 24, Heft 1/2, 1973

Seite

NIETHAMMER, J.: Das Mauswiesel *(Mustela nivalis)* in Afghanistan 1

REICHHOLF, H. und J.: „Honigtau" der Braacatinga-Schildlaus als Winternahrung von Kolibris (Trochilidae) in Süd-Brasilien 7

KÖSTER, F., und H. STOEWESAND: Schildläuse als Honigtaulieferanten für Kolibris und Insekten 15

LANGNER, S.: Zur Biologie des Hochlandkolibris *Oreotrochilus estalla* in den Anden Boliviens 24

ZIPPELIUS, H.-M.: Das Kopfabwärtsklettern des Kleibers *(Sitta europaea)* .. 48

SCHNEIDER, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia) 51

VIERKE, J.: Das Wasserspucken der Arten der Gattung *Colisa* (Pisces; Anabantidae) 62

KUNKEL, H.: Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluß von Ameisen 105

KLOCKENHOFF, H., G. RHEINWALD und M. WINK: Mallophagenbefall bei Vögeln 122

MADEL, G.: Zur Biologie des Hummelparasiten *Sphaerularia bombi* Dufour 1886 (Nematoda, Tylenchida) 134

Buchbesprechungen 152

Nachrichten 158

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 1/2 Jahrgang 24 1973

Das Mauswiesel *(Mustela nivalis)* in Afghanistan

Von

JOCHEN NIETHAMMER [1]
Zoologisches Institut der Universität Bonn

Ellerman and Morrison-Scott schließen in das Verbreitungsgebiet von *Mustela nivalis stoliczkana* Afghanistan ein. Dabei stützen sie sich offenbar auf die folgenden drei Belegstücke im British Museum, London:

Nr. 79.11.21.293, coll. Griffith, „Afghanistan", ♂.
Nr. 34.7.17.1., Fletcher leg., Sarichasma, 45 miles west of Kabul.
Nr. 47.371., Chaworth-Musters leg., 20. 8. 1939, Shibar-Paß, 10 000 feet, ♂.

Bei einer Wanderung über Paghman bei Kabul hinaus wurde ich am 13. 11. 1964 bei 2500 m auf einen fiependen Pfeifhasen aufmerksam, in dessen Nacken verbissen ein Mauswiesel hing. Als ich ihn verfolgte, verendete der Pfeifhase nach kurzem Lauf, das Wiesel entkam. Etwas oberhalb dieser Stelle bei 2600 m fand sich 1965 in Gewöllresten des Uhus unter 76 Kleinsäugern auch der vordere Oberschädel eines Mauswiesels als einziger Gewöllbeleg dieser Art aus Afghanistan bei insgesamt über 2000 Säugetieren.

Schließlich gelangten in den letzten Jahren Mauswiesel aus Ostafghanistan ohne eindeutig bekannten Fundort in den Zoo Kabul, von denen drei nach ihrem Tode im Kabuler Museum aufbewahrt wurden.

Dies sind meines Wissens alle bisher bekannten afghanischen Mauswieselbelege. Die Funde gruppieren sich um ein ziemlich kleines Gebiet westlich von Kabul, die drei bekannten Höhenangaben — 2500, 2600 und etwa 3050 m — umgrenzen einen Bereich, den auch andere Paläarkten wie Baumschläfer und Waldmaus bevorzugen, die in Afghanistan ihre Südgrenze erreichen. Es ist damit zu rechnen, daß *M. nivalis* in ähnlichen Lagen im ganzen Hindukusch vorkommt und über den Pamir ostwärts in das geschlossene Artareal übergeht. Im Himalaja ist das Mauswiesel bisher nicht festgestellt worden, ebensowenig in den Ebenen um den Hindukusch. Hier scheint auch im Norden eine Verbreitungslücke zu bestehen, die nach der Karte bei Bobrinskij et al. auf Russisch Turkestan übergreift.

---

[1] Mit Unterstützung der deutschen Forschungsgemeinschaft.

Das Hermelin *(Mustela erminea),* das nach der Karte bei Bobrinskij et al. die afghanische Grenze erreicht und im Gegensatz zum Mauswiesel auch noch in Kaschmir vorkommt, ist für Afghanistan bisher nicht belegt.

Für die taxonomische Beurteilung der afghanischen Mauswiesel ist die Betrachtung dreier Merkmalskomplexe wesentlich, die geographisch deutlich variieren:

a) Sommerkleid (Abb. 1). Man kann zwei Hauptmuster unterscheiden, die in Abb. 1 skizziert und in ihrer Verbreitung dargestellt sind:

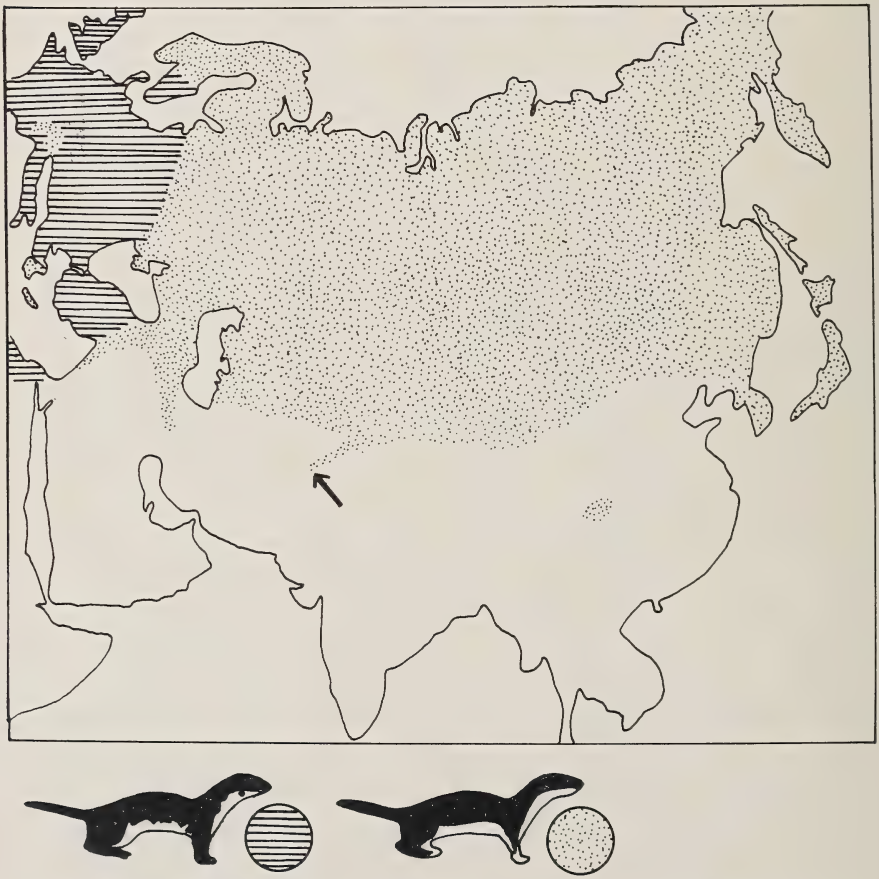


Abb. 1: Die Verteilung der beiden Zeichnungstypen des Sommerfells bei *Mustela nivalis:* schraffiert *nivalis*-Typ, punktiert *minuta*-Typ. Grundlagen: Sammlungsmaterial des British Museum of Natural History, London, und des Museums A. Koenig sowie der Literatur. Pfeil: Afghanistan.

1. Flankenlinie gezackt, Kinnflecke vorhanden, Vorderfüße zum Teil, Hinterfüße ganz braun; *nivalis*-Muster, weil die für mitteleuropäische Mauswiesel typische Farbverteilung.

2. Seitenlinie glatt, Kinnflecken fehlen, Vorderfüße ganz, Hinterfüße zumindest zum Teil weiß; *minuta*-Zeichnung, weil für „Zwergwiesel", „*Mustela minuta*" charakteristisch.

Wie Abb. 1 erkennen läßt, ist die geographische Verteilung dieser beiden Varianten von Klimafaktoren sicherlich unabhängig. Danach sind die asiatischen Mauswiesel fast ausnahmslos *minuta*-gefärbt. Die 6 afghanischen Bälge, die ich sah, bilden keine Ausnahme: Kinnflecken fehlten stets, die Flankenlinie war immer ungezackt, die Vorderfüße waren immer, die Hinterfüße bei einem Teil der Tiere rein weiß.

Im übrigen wirkt das Braun des Rückens recht hell.

b) Winterkleid. In Europa werden Mauswiesel im Winter gewöhnlich nur in Skandinavien und den Hochalpen weiß, sonst bleiben sie ganzjährig braun. Von den russischen Mauswieseln färbt hingegen nach Novikov die Mehrzahl um, nur Tiere der südlichsten Populationen um die Schwarzmeerküste und in Turkmenien bleiben auch im Winter braun. Im Brit. Museum sah ich 7 winterweiße Mauswiesel aus Semiretsche, die zwischen dem 15. 10. und 15. 2. gesammelt worden waren. Ein Tier vom 14. 5. hingegen war braun. Merkwürdigerweise färben sogar kleinasiatische Mauswiesel um, wie zwei Weißlinge von Van vom 10. und 18. 1. sowie ein Tier von Erzerum ohne Fangdatum zeigen. Nach Mitteilung von Herrn Gerd Kühnert und Dr. G. Nogge waren auch im Kabuler Zoo eingelieferte Mauswiesel winterweiß. Genaue Daten fehlen aber.

Im großen ganzen färben die *minuta*-gezeichneten Mauswiesel um, *nivalis*-Mauswiesel hingegen nicht. Ausnahmen von dieser Regel bilden aber die Großformen Südspaniens und der Atlasländer mit *minuta*-Zeichnung, die im Winter braun bleiben, ebenso nach Siivonen skandinavische Tiere mit *nivalis*-Kleid, die im Winter weiß werden. Auch in Kleinasien überwiegt offenbar das *nivalis*-Muster bei Umfärbung im Winter.

c) Körpergröße. Die geographische Verteilung der Körpergröße scheint mit der Temperatur korreliert. Mauswiesel kälterer Klimate sind kleiner als solche wärmerer Gebiete. Die Maße nehmen in Europa und Asien in Nordsüdrichtung zu, wobei das Prinzip aber immer dann unterbrochen wird, wenn Gebirge ein kälteres Milieu liefern wie das Zentralmassiv, die Alpen und der Kaukasus. Stark schematisiert werden diese Verhältnisse in Abb. 2 wiedergegeben. Der Vergleich mit Abb. 1 lehrt, daß die geographische Verteilung des Sommerfelltyps und der Größe unabhängig sind. Winterweiße Mauswiesel sind im allgemeinen klein, weil auch die Winterfärbung wie die Körpergröße temperaturabhängig sein dürfte. Eine Ausnahme bilden hier die recht großen, kleinasiatischen und — wie Tab. 1 und 2 zeigen — afghanischen Mauswiesel.

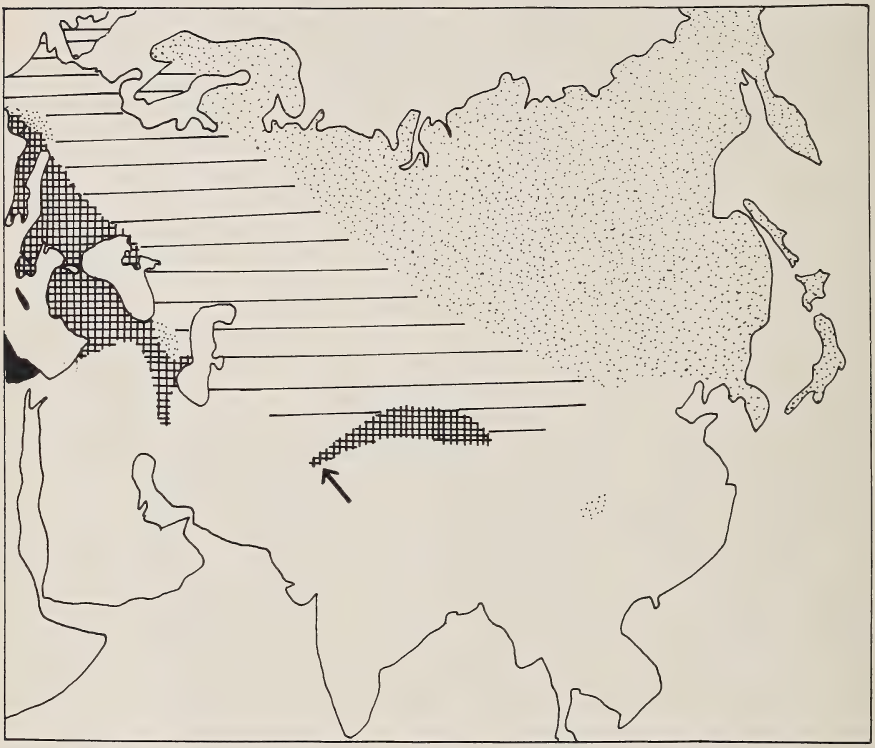


Abb. 2: Geographische Größenverteilung bei *Mustela nivalis,* Schema. Schwarz: Männchen werden über 46 mm Condylobasallänge (Cbl) groß; Kreuzschraffur: kleiner, Männchen werden maximal 42—46 mm Cbl groß; Querschraffur: Männchen maximal 38—42 mm Cbl; punktiert: Männchen stets unter 38 mm Cbl. Grundlagen: Im wesentlichen nur Literatur (Miller, Novikov, Ognev, Reichstein, Siivonen, Zimmermann). Pfeil: Afghanistan.

Tab. 1: Körpermaße afghanischer *Mustela nivalis.* K+R = Kopfrumpflänge, Schw = Schwanzlänge, HF = Hinterfußlänge, Gew. = Gewicht. Bei 2074 a Balgmaße, sonst den Etiketten entnommene Originalmaße. Längen in mm, Gewicht in g.

Wiesel	sex	K+R	Schw	HF	Gew
B. M., Griffith leg.	♂	—	—	35	—
B. M., Musters leg.	♂	245	64	37	—
Museum Kabul, Nr. 2021	♂	200	—	35	175
Museum Kabul, Nr. 2050 a	♀	170	35	23	45
Museum Kabul, Nr. 2074 a	?	220	83	33	—

Tab. 2: Schädelmaße afghanischer Mauswiesel. Cbl = Condylobasallänge, Zyg = zygomatische Breite, Iob = Interorbitalbreite, Porb = Postorbitalbreite, OZR = Länge der Oberkieferzahnreihe, Mast = Mastoidbreite, Bull = Gehörkapsellänge, C-M^1 = Abstand Außenränder Caninus bis M^1; C-M_2 = Abstand Außenränder Caninus bis M_2, P^3 = Länge des P^3; M_1 = Länge des M_1. Alle Längen in mm; Cbl, Zyg, Iob, OZR und Mast wie bei Reichstein angegeben. Bei Kabul Nr. 2074 a konnte die Cbl gemessen werden: 41,5 mm.

Wiesel	Cbl	Zyg	Iob	Porb	OZR	Mast	Bull	C-M^1	C-M_2	P^3	M_1
B. M., Fletcher leg.	—	—	7,9	5,8	12,0	18,0	—	—	—	3,9	4,2
B. M., Musters leg.	43,1	26,0	10,0	7,8	13,8	21,9	—	—	—	4,6	5,3
Kabul Nr. 2021	38,8	20,4	—	6,4	—	—	13,3	11,0	12,6	—	—
Gewölle Paghman	—	—	8,0	—	11,9	—	—	10,8	—	4,1	—

Die afghanische Population dürfte in den Maßen nicht wesentlich von Mauswieseln aus dem angrenzenden Gebiet in Chinesisch-Turkestan (vgl. Ognev) abweichen. Da sie ihnen auch in der Färbung entsprechen, ist die Zuordnung zur dortigen Unterart, *M. n. stoliczkana* Blanford, 1877, angebracht. Damit haben sie im Gegensatz zu den beiden nordafrikanischen Südrandformen — *numidica* in den Atlasländern und *subpalmata* in Ägypten — keine auffälligen Sondermerkmale entwickelt. In der Größe entsprechen sie auch etwa der europäisch-mediterranen Unterart *M. n. boccamela,* unterscheiden sich von ihr aber durch die *minuta*-Zeichnung. Diese findet sich aber bei ähnlich großen Mauswieseln von der südlichen iberischen Halbinsel, Korsika, Sizilien, Peloponnes, Kreta und dem Libanon. Die den afghanischen Wieseln sehr ähnlichen westpaläarktischen Formen werden aber im Winter nicht weiß. Dieser Unterschied mag klimatisch bedingt sein, und es ist durchaus denkbar, daß die genannten südlichen Formen eine genealogisch zusammengehörige Gruppe bilden.

Zusammenfassung

Mustela nivalis wurde in Afghanistan bisher nur westlich von Kabul aus Höhen zwischen 2 500 und 3 050 m nachgewiesen. In den betrachteten Merkmalen (*minuta*-Zeichnung des Sommerfells, Umfärbung im Winter, Größe) schließen diese Wiesel eng an die bekannten Nachbarpopulationen an. Danach erscheint es gerechtfertigt, sie zur Unterart *M. n. stoliczkana* Blanford, 1877 zu rechnen.

Summary

All records of *Mustela nivalis* from Afghanistan, summarized here, come from west of Kabul from altitudes between 2 500 and 3 050 m. In their characters considered here (*minuta* colour-pattern of skin in summer, white wintercoat, size) these weasels agree well with those described from neighbouring populations. Therefore it seems justified to consider them to be members of the subspecies *M. n. stoliczkana* Blanford, 1877.

Literatur

Bobrinskij, N. A., B. A. Kusnezov, A. P. Kusjakin (1965): Säugetiere der UdSSR (russisch). Moskau.

Ellerman, J. R., and T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London.

Harrison, D. L. (1968): The Mammals of Arabia. Vol. II. Carnivora-Artiodactyla-Hyracoidea. London.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.

Novikov, G. A. (1956): Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR. Moskau — Leningrad. Englische Übersetzung 1962 durch IPST Jerusalem.

Ognev, S. I. (1935): Mammals of the U.S.S.R. and Adjacient Countries, Vol. III Carnivora, Moskau — Leningrad. Englische Übersetzung 1962 durch IPST Jerusalem.

Reichstein, H. (1957): Schädelvariabilität europäischer Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.) und Hermeline (*Mustela erminea* L.) in Beziehung zu Verbreitung und Geschlecht. Z. Säugetierk. 22, 151—182.

Setzer, H. W. (1958): The Mustelids of Egypt. J. Egypt. Publ. Health Ass. 33, 199—204.

Siivonen, L. (1968): Nordeuropas Djäggdjur. Schwedische Auflage. Stockholm.

Zimmermann, K. (1943): Zur Kenntnis deutscher Maus- und Zwergwiesel. Z. Säugetierk. 15, 289—298.

— (1953): Die Carnivora von Kreta. Z. Säugetierk. 17, 58—64.

— (1964): Zur Säugetier-Fauna Chinas. Mitt. Zool. Mus. Berlin 40, 87—140.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. J. Niethammer, 53 Bonn, Zool. Institut, Poppelsdorfer Schloß.

„Honigtau“ der Bracaatinga-Schildlaus als Winternahrung von Kolibris (Trochilidae) in Süd-Brasilien

Von

HELGARD und JOSEF REICHHOLF, Aigen

Vorbemerkung

Die relativ kühlen Winter im Hochland von Süd-Brasilien veranlassen eine ganze Reihe von Vogelarten zu Vertikalwanderungen aus den Bergwäldern der Serra do Mar hinab in die Täler und zur Küstenebene. Auch für Kolibris sind derartige Wanderungen beschrieben worden, z. B. für *Stephanoxis lalandi* (Sick 1968).

Während unserer Studien in Brasilien von Januar bis November 1970 hatten wir Gelegenheit, die winterliche Abwanderung verschiedener Arten aus den Hochlagen im Staat Santa Catarina zu beobachten. So wimmelte es z. B. in den Wintermonaten in Blumenau von Kolibris, während wir in dieser Jahreszeit in den Bergwäldern vergeblich nach ihnen suchten. Um so mehr überraschte uns daher das inselartige Vorkommen von Kolibris der Gattungen *Chlorostilbon* und *Leucochloris* mitten im Winter in einigen Waldgebieten bei Mafra im Hochland von Santa Catarina. Die Beobachtung dieser überwinternden Kolibris gab Hinweise auf eine ungewöhnliche Nahrungsquelle und eine interessante ökologische Nische.

Das Untersuchungsgebiet im südbrasilianischen Küstengebirge, der Serra do Mar, liegt zwischen 25 und 29° südlicher Breite in den Staaten Paraná, Santa Catarina und Rio Grande do Sul. In den über 800 m hochgelegenen Bergwäldern gibt es im Winter mitunter Frost. Anfang Juli maßen wir als Minimum −4° C unweit von Mafra in etwa 850 m Höhe. Die Tallagen und das Küstengebiet sind dagegen frostfrei und dem randtropischen Klimabereich zuzuordnen. Die Beobachtungen erfolgten in den Monaten Februar, März, April, Juli und August 1970.

Überwinternde Kolibris im Hochland von Santa Catarina

Saisonbedingte Wanderungen

In den Bergwäldern der Serra do Mar waren Kolibris besonders in den höheren Lagen bis April recht häufig. In der Zone der niederen Bambusbestände (*Chusquea* spec.) in der Gipfelregion grenzte bei reichem Blütenangebot (z. B. wilde Fuchsien) Revier an Revier. Am 25. 3. 1970 notierten wir im dichten Urwald zwischen 800 und 1 000 m NN beim Aufstieg zum „Spitzkopf“ bei Blumenau 13 Kolibris. Im Dämmerlicht des nebeldurchzogenen Waldes war es uns aber nicht möglich, Arten zu bestimmen. Auf der gleichen Exkursion konnten wir am Fuß des Berges zwischen 200 und 400 m NN aber nur 1 Ex. feststellen.

Im Juli hatten die Kolibris die blütenlosen Hochlagen verlassen und die Tallagen aufgesucht. Dort fanden wir sie hauptsächlich an den Hibiskushecken der Variation mit geschlossenen Blüten (*Malvaviscus arboreus* Cav.). Diese Blüten verstanden die Kolibris sehr geschickt anzustechen. Koepcke (1963) berichtete von ähnlichen, durch das Angebot an Blüten ausgelösten Wanderungen aus dem Bereich der peruanischen Anden.

„Honigtau“ als Winternahrung im Hochland

Es paßte daher durchaus in das bekannte Bild, daß wir bei Mafra im Juli in den Bergwäldern zunächst keine Kolibris mehr antrafen. In den auf etwa 800 m NN liegenden Araukariencampos, in den Bambuswäldern und in den Gärten der Siedlungen suchten wir vergebens nach ihnen. Um so mehr überraschte uns am 15. 7. 1970 das häufige Vorkommen einer kleinen grünen (*Chlorostilbon lucidus?*) und einer weißkehligen Art (*Leucochloris albicollis?*) in Beständen der Bracaatinga (*Mimosa bracaatinga* Hoehne). Mit durchschnittlich 1 Ex./0,25 ha erreichten sie sogar eine erstaunlich hohe Dichte. Jeder größere Bracaatinga-Baum war von einem Kolibri „in Besitz genommen worden“ und wurde heftigst gegen Artgenossen, Bienen und Wespen verteidigt. Im rund 50 ha großen Bestand hielten sich wenigstens 200 Kolibris auf. Außerhalb dieses Bestandes fehlten sie aber in der ganzen Gegend. Wie rasch zu erkennen war, leckten die Kolibris im Schwirrflug winzige Tröpfchen ab, die am Ende feiner weißer Röhrchen in großer Zahl an den Stämmen der Bracaatinga zu finden waren.

Da eine intensive Suche nach Blüten nicht nur in den Bracaatinga-Wäldern, sondern auch in der weiteren Umgebung ergebnislos verlief, ist anzunehmen, daß diese „Zuckersafttröpfchen“ die Nahrungsquelle für die im Hochland überwinternden Kolibris darstellen. Das Überwintern wurde dadurch erst ermöglicht. Die Bracaatinga begann zwar gerade die ersten Blüten zu treiben, doch interessierten sich die Kolibris hierfür offenbar nicht.

Fragmente zur Biologie der Bracaatinga-Schildlaus

Die Verbreitung der Mimosa bracaatinga *Hoehne*

Die Bracaatinga kommt nach Hoehne (1942) in den Bergwäldern von Paraná und Santa Catarina vor. Der Name „bracaatinga“ ist indianischen

Ursprungs und bedeutet „weißer Stamm“. Da dieser Baum wegen seines hohen Tanningehaltes sehr geschätzt ist (war?), wurde er an verschiedenen Stellen der beiden Staaten kultiviert. In solchen z. T. verwilderten Kulturen trifft man die Bracaatinga fast in Reinbeständen, während die Art sonst in den Bergwäldern nur einzeln oder in kleinen Gruppen vorkommt.

Der Befall durch die „Bracaatinga-Schildlaus“

Die ersten Untersuchungen im Februar 1970 zeigten schon, daß die Zuckersafttröpfchen von Schildläusen abgegeben werden, die unter der dünnen Rinde sitzen. F. Sommer (Mafra/S. C.) hatte uns auf dieses Phänomen aufmerksam gemacht, da seine Bienen auch diese Zuckersafttröpfchen sammelten. Honig, der aus diesem „Honigtau“ entsteht, bekommt eine auffallend dunkle Farbe und ein eigenartiges Aroma. Dieser „Bracaatinga-Honig“ ist nur aus dem Hochland von Santa Catarina bekannt, was vielleicht als erster Hinweis auf die Verbreitung der Schildlaus gewertet werden kann. Beim Befall durch die Schildlaus verfärbt sich der ursprünglich glatte und auffallend helle Stamm (Name!) in charakteristischer Weise samtartig dunkel. Solche Stämme fanden wir weder in den Bracaatinga-Beständen bei Curitiba (Paraná) noch im Botanischen Garten in São Paulo, wo die Art durch sehr schöne Exemplare im Arboretum vertreten ist. Das von der Bracaatinga bedingte Überwinterungsgebiet der Kolibris ist daher möglicherweise auf Santa Catarina beschränkt.

Lebenszyklus der Schildlaus

Für die Erörterung der ökologischen Zusammenhänge ist ein kurzer Überblick über die Biologie der Bracaatinga-Schildlaus vonnöten. Nach unseren Beobachtungen kann die Übersicht allerdings nur fragmentarisch werden, da uns die Frühsommerperiode fehlt, in der vermutlich das bewegliche Wander- und Fortpflanzungsstadium auftritt.

Eine genaue Bestimmung der Art war nicht möglich. Hoehne beschreibt die Bracaatinga-Stämme als weiß; also war ihm die Schildlaus unbekannt. Die Zoologen der Universitäten von São Paulo, Curitiba, Pôrto Alegre und Blumenau kannten sie ebenfalls nicht. M. von Dehn (München) konnte sie nach dem gesammelten Material nicht mit einer der beschriebenen Arten identifizieren. Wir wählten daher provisorisch die Bezeichnung „Bracaatinga-Schildlaus“.

Die wenige Millimeter große Schildlaus zeigt fast keine äußerlich erkennbaren morphologischen Differenzierungen, abgesehen vom großen ventralen Saugrüssel und einigen Borstenreihen auf der Oberseite. Als halbkugeliger Schild sitzt sie 1—2 mm tief unter der dünnen Rinde des Stammes und der größeren Äste. Äußerlich sichtbar ist nur ein feines Wachsröhrchen, das von der Rinde 3—5 cm weit absteht. Es gibt an der Spitze den zuckrigen Exkrementtropfen ab. Das Wachsröhrchen ist an der

Körperoberfläche der rötlich schimmernden Schildlaus von 2—4 kurzen „Basalstäbchen" gefaßt, die mit 3—4 mm Länge die Rindenoberfläche meist gerade noch überragen. Die Schildlaus wird durch diese Bildungen vor Benetzung mit den eigenen Exkrementen geschützt.

Der Exkrementtropfen hat einen Rauminhalt von 2—3 mm^3. Er schmeckt deutlich süß. Bei der Abgabe ist er noch glasklar und farblos. Übersteigt der Tropfendurchmesser 2 mm, dann löst sich der Tropfen ab. Dies geschieht alle 10—20 Minuten.

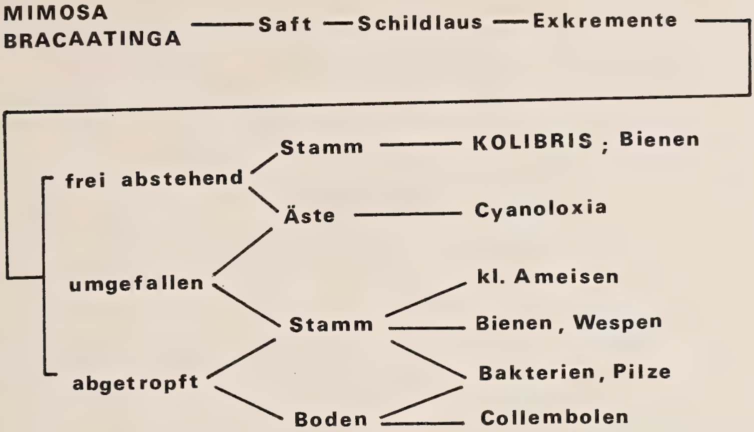
Die Schildläuse sitzen — durch die Wachsfäden leicht lokalisierbar — bevorzugt an der Schattenseite der Stämme und an der Unterseite der größeren Äste. Im Gebiet bei Mafra waren nur die über zehnjährigen Bäume befallen. Die jüngeren hatten noch die auffallend weißen Stämme.

Während wir Anfang März (8. 3. 1970) in einem Kontrollgebiet eine Befallsdichte von nur 8—15 Ex./500 cm^2 mit lokalen Häufungen bis 19 Ex. 200 cm^2 registrierten, betrug die Dichte im gleichen Gebiet Mitte Juli (17. 7. 1970) durchschnittlich 20 Ex./100 cm^2 (Einzelwerte: 18/11/25/13/31 Ex. pro 100 cm^2). Da die Schildläuse in dieser Zeit auch beträchtlich größer und dicker geworden waren, ist zu vermuten, daß Anfang März der Besiedelungsvorgang mit dem vermuteten Wanderstadium noch nicht abgeschlossen war. Vielleicht hatten — als andere Möglichkeit — die kleineren Exemplare Anfang März noch keine Wachsröhrchen ausgebildet. Im Juli zeigten sich um die Schildläuse kleine Rindenwucherungen. In einigen von ihnen waren runde Löcher zu bemerken, und bei der Kontrolle stellte sich heraus, daß keine Schildlaus mehr darunter lebte. Es ist nicht klar, ob dies auf eine Parasitierung zurückzuführen ist oder ob möglicherweise schon die ersten Wanderstadien geschlüpft waren. Da die anderen, noch lebenden Schildläuse jedoch keinerlei Hinweise auf eine Metamorphose zu dieser Zeit ergaben, dürfte es sich dabei doch wohl um Parasitierung gehandelt haben.

Das Ökosystem der Bracaatinga im Winter

Qualitative Darstellung der Beziehungen

Bei der Beobachtung der Kolibris an den Bracaatingastämmen bemerkten wir eine Fülle anderer Tierarten, die den „Honigtau" ebenfalls als Nahrungsquelle nutzten. Die Position der Safttröpfchen, ob frei abstehend, ob umgefallen und am Stamm klebend, ob an senkrechten oder an schrägen Teilen des Baumes, machte sie für die verschiedenen Arten in unterschiedlicher Weise zugänglich. In der Abbildung sind die von uns vorgefundenen Beziehungen schematisch zusammengefaßt.



Nahrungsökologische Einnischung im Biochorion der Bracaatinga. *Niche utilization in the „Biochorion“ of the Bracaatinga.*

Die im „stehenden Schwirrflug“ sammelnden Kolibris nutzten hauptsächlich die abstehenden Tröpfchen am Stamm. Bienen (afrikanische Honigbiene und Meliponinen-Arten) sammelten die umgefallenen und festgeklebten Tröpfchen; verschiedene Finkenvögel (u. a. *Cyanoloxia* spec.) versuchten sie an den schrägen Ästen zu erreichen, während es am Stamm selbst nur so wimmelte von kleinen Ameisen und von Faltenwespen. Vermutlich rührte die Schwarzfärbung der Stämme an den befallenen Stellen von der Abbautätigkeit von Bakterien und Pilzen auf dem Zuckersaftsubstrat. Das Nachdunkeln des Bracaatinga-Honigs könnte ebenfalls damit zusammenhängen. Unter den befallenen Stämmen zeigten sich auch am Boden diese schwarzen Stellen. Darauf waren Ameisen, Collembolen und andere winzige Insekten in großer Zahl zu finden. Die Bracaatinga schien auch von Baumsteigern (Dendrocolaptiden) bevorzugt zu werden. Zweifellos fanden sie an diesen Stämmen günstigere Nahrungsverhältnisse, als an den glattrindigen anderer Baumarten.

Quantitative Aspekte zur Nutzung der Nische durch die Kolibris

Die Produktion von Honigtau läßt sich einigermaßen abschätzen. Ein 5 m hoher und 0,3 m dicker Bracaatinga-Stamm trägt im Hochwinter bei vorwiegend halbseitiger Besiedelung etwa 5 000 Schildläuse. Eine Schildlaus gibt stündlich etwa 4 Tropfen zu je 3 mm^3 Zuckersaft ab. Daraus errechnet sich eine tägliche Produktion von ungefähr 1,5 l Honigtau, wobei die Hälfte während der Tagesstunden zur Verfügung steht. Zwar tropft ein Teil ungenutzt ab. doch ein halbes Liter dürfte den Kolibris und den anderen Arten in dieser Biocönose zur Verfügung stehen.

Bei den Kontrollen im Spätsommer (Ende Februar/Anfang März) bemerkten wir noch keine Kolibris in den Bracaatinga-Gebieten. Die reichlich vorhandenen Blüten und Kleininsekten dürften der spärlich fließenden Honigtauquelle vorgezogen worden sein. Bezogen auf die Produktion im Hochwinter betrug die Leistung zu Anfang März nur etwa 1/20 bis 1/40. Aus energetischen Gründen (vgl. Heinrich & Raven 1972 und Wolf, Hainsworth & Stiles 1972) dürfte der Bracaatinga-Honigtau erst im Winter „lohnend" sein. In dieser nahrungsarmen Periode macht die hohe Produktivität an kalorienreichen Zuckersaft-Exkrementen die Schildlausgebiete zu wichtigen „Biochorien" im Bergwald.

Die Intensität der Revierabgrenzung bei den Kolibris und die Konkurrenz zu den anderen Arten — es wurden sogar größere Insekten intensiv verjagt — entsprechen somit der Situation, wie sie Pearson (1954) für den Anna-Kolibri (*Calypte anna*) analysiert hatte. Die Nektarsekretion von 1 022 Fuchsienblüten konnte nach Pearson den täglichen Energiebedarf von *Calypte anna* decken. Im Falle der Bracaatinga-Schildlaus werden nach unseren Untersuchungen rund 5 000 Schildläuse benötigt. Dieser Wert entspricht einem großen Baum. Die unterschiedlichen Anzahlen können noch nicht direkt miteinander verglichen werden, da der Energiegehalt der Schildlausexkremente nicht bekannt ist.

Zusammenfassung

Im Hochland von Santa Catarina (Brasilien) ernähren sich nach den Beobachtungen im Juli 1970 die dort überwinternden Kolibris von den zuckerhaltigen Exkrementen der Bracaatinga-Schildläuse. Die Kolibris aus den Gattungen *Chlorostilbon* und *Leucochloris* verteidigen einzelne Bäume oder Baumgruppen der *Mimosa bracaatinga* Hoehne, die von den Schildläusen befallen sind. Die Schildläuse sitzen unter der dünnen Rinde und geben ihre Exkremente über ein 3 bis 5 cm langes, dünnes Wachsröhrchen nach außen ab. Ein Baum mit rund 5 000 Schildläusen dürfte einen Kolibri ernähren können, da die tägliche Zuckersaftproduktion mehr als 1 l beträgt. Diese Nahrungsquelle ermöglicht den Kolibris das Überwintern im feuchtkalten und blütenlosen Hochland von Santa Catarina. Die mikro-ökologische Einnischung von Kolibris und von verschiedenen Insektenarten, die ebenfalls die Exkremente als Nahrung nutzen, ist qualitativ dargestellt.

Summary

Bracaatinga-Coccids' Honeydew as Winter Food for Hummingbirds (Trochilidae) in Southern Brazil.

According to observations made in July 1970 Hummingbirds, wintering in the mountainous country of Santa Catarina (Brazil), feed on the sugar-containing excrements of the Bracaatinga Coccids. The Hummingbirds of the genera *Chlorostilbon* and *Leucochloris* defend single trees or groups of trees of the *Mimosa bracaatinga* Hoehne, which are infected by the Coccids. The Coccids live beneath the thin bark and emit their excrements in form of drops through thin 3 to 5 centimeter long tubes made of wax. A tree housing about 5000 Coccids

should be able to supply one Hummingbird, since the daily production of „sugar-sap" is more than one litre. This source of food enables the Hummingbirds to winter in the damp-cold and flowerless mountains of Santa Catarina. The micro-ecological niche utilisation by Hummingbirds and various species of insects, which feed on the excrements too, is described in qualitative terms.

Resumo

Sôbre a importância dos excrementos („Honigtau") de Coccideos da Bracaatinga para a alimentação invernal dos beija-flores (Trochilidae) em zona sul do Brasil.

Segundo observações em Julho de 1970, os beija-flores hibernando no planalto do Estado de Santa Catarina (Brasil) alimentam-se dos excrementos açucardos dos Coccideos de Bracaatinga *(Mimosa bracaatinga* Hoehne). Os beija-flores dos gêneros *Chlorostilbon* e *Leucochloris* defendem uma Bracaatinga gorda isolada ou um groupo de Bracaatingas pequenas, comtanto que infecionadas deste especialista entre os Coccideos. Os Coccideos vivem debaixo da cortiça miuda e despejam os seus excrementos em forma de uma gota através de um tubulo fino de cera, com o comprimento de 3 a 5 cm.

Uma Bracaatinga com cerca de 5 mil Coccideos deve poder alimentar um beija-flor, pois que a produção quotidiana é acima de um litro de suco açucarado („Honigtau"). Este alimento é a base da possibilidade da hibernação dos beija-flores no planalto então humido-frio e vazio de flores. O sistema de micro-ecologia dos beija-flores e de outros animais (insectos) que tambem se alimentam de tais excrementos, foi objeto de descrição individual.

Danksagung

Für die Durchsicht und Korrektur der englischen und der portugiesischen Zusammenfassung danken wir Gräfin I. Westarp, Nürtingen, bzw. Senhor Ernesto Stodieck, Blumenau, Brasilien, sehr herzlich.

Die Untersuchungen wurden durch ein Stipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes und durch die außerordentliche Gastfreundschaft von Senhor F. Sommer (†), Fam. Stodieck und Sr. U. Schadrack, Brasilien, ermöglicht. Ihnen gilt unser besonderer Dank.

Literatur

Fittau, E. J., Illies, J., Klinge, H., Schwabe, H. G., and Sioli, H. (1968/1969): Biogeography and Ecology in South America. 2 Vol. The Hague.

Heinrich, B., and Raven, P. H. (1972): Energetics and pollination ecology. Science 176, 579—602.

Hoehne, F. C. (1940): Observações gerais e contribuições ao estudo da flora e fitofisionomia do Brasil. IV: O litoral do Brasil meridional. Secretaría da Agricultura, Indústria e Comércio de São Paulo, Brasil.

Ihering, R. v. (1968): Dicionário dos animais do Brasil. São Paulo.

Kleinschmidt, O. (1970): Die Kolibris. Neue Brehm-Bücherei Bd. 1, 3. Aufl. Wittenberg.

Koepcke, H. W. (1963): Probleme des Vogelzuges in Perú. Proc. XIII. Int. orn. Congr. Ithaca: 396—411.

Meyer de Schauensee, R. (1966): The species of birds of South America with their distribution. Narberth, Pa.

— (1970): A guide to the birds of South America. Edinburgh.

Mitchell, M. (1957): Observations on birds of Southeastern Brazil. Toronto.

Olrog, C. C. (1959): Las Aves Argentinas. Tucuman.

Pearson, O. P. (1954): The daily energy requirement of a wild Anna Hummingbird. Condor 56, 317—322.

Sick, H. (1968): Vogelwanderungen im kontinentalen Südamerika. Vogelwarte 24, 217—243.

Wolf, L. L., Hainsworth, F. R., and Stiles, G. (1972): Energetics of foraging: Rate and efficiency of nectar extracting by Hummingbirds. Sience 176, 1351—1352.

Anschrift der Verfasser: Dr. Helgard Reichholf-Riehm und Dr. Josef Reichholf, D-8399 Aigen am Inn 69 1/5

Schildläuse als Honigtaulieferanten für Kolibris und Insekten

Von

FRIEDEMANN KÖSTER [1] und HEIDE STOEWESAND, Bonn

Aus den pazifischen Küstenländern Nordamerikas sind Schildläuse als Honigtaulieferanten für Hymenopteren bereits beschrieben worden. Der ausgeschiedene Honigtau wird dort von Bienen gesammelt und zu Honig verarbeitet. Die Abgabe von Honigtau durch *Xylococcus macrocarpae* (Fam. Margarodidae) ist in diesen Gebieten so groß, daß ein Bienenvolk durch Einbringen dieser zuckerhaltigen Exkremente bis zu 150 kg Honig im Jahr speichern kann.

Unbekannt dagegen dürfte es bislang geblieben sein, daß auch Kolibris diese Nahrungsquelle nutzen [2]. Während eines zweijährigen Aufenthaltes in Kolumbien, Südamerika, hatten die Verfasser mehrfach Gelegenheit, Kolibris bei der Aufnahme von Schildlaus-Honigtau zu beobachten.

Material und Beobachtungen

Das Material und die Beobachtungen für die folgende Untersuchung stammen aus einer Kaffeeplantage in etwa 1 200 m Höhe am Osthang der Cordillera Oriental im Departamento del Meta in unmittelbarer Nähe der Paßstraße, die Bogota mit Villavicencio verbindet.

Wie in Kolumbien allgemein üblich, sind auch in dieser Plantage als Schattenspender für die Kaffeesträucher Guamo-Bäume, *Inga* spec. (Fam. Mimosaceae) in lockerem Verband zwischen die Kaffeereihen gepflanzt. Nahezu alle Schattenbäume waren an ihrem Stamm und den stärkeren Ästen mit einem dichten Besatz schwarzer, gallenartiger Gebilde überzogen, die die Größe einer kleinen Erbse mit borkiger Oberfläche hatten. Aus fast jeder dieser kugeligen Erhebungen ragte ein weißlicher Faden hervor, der an seinem Ende ein Tröpfchen (ca. 1 mm Durchm.) einer klaren Flüssigkeit trug. Die Länge der Fäden war sehr unterschiedlich. Kurze.

---

[1] Mit Unterstützung des DAAD

[2] Während der abschließenden Untersuchungen zu diesem Thema erfuhren wir durch die Schriftleitung der Bonn. zool. Beitr., daß zur gleichen Zeit von H. und J. Reichholf in Brasilien ähnliche Beobachtungen gemacht wurden, siehe Seite 7.

waagerecht abstehende und bis zu 10 cm lange, herabhängende, kamen nebeneinander vor.

Teilweise saßen die „Gallen" so dicht beisammen, daß sich ihre Fäden verwickelt hatten und die an den Enden hängenden Tröpfchen miteinander verklebten. Die Flüssigkeit erwies sich als klebrig-süß und bestätigte in Verbindung mit dem Faden und dem gallenartigen Gebilde unsere Vermutung, daß hier ein Honigtau ausscheidendes Entwicklungsstadium von Schildläusen die Schattenbäume befallen hatte. Auf der Borke der Bäume und in besonderem Maß an den „Gallen", versammelten sich unzählige Insekten, die von dem Honigtau offenbar herbeigelockt waren. Neben Ameisen, die sich die Tröpfchen „Hand über Hand" an den Fäden heranzogen, fielen zahlreiche Wespen auf, die die Tropfen vor den Fadenenden schwebend aufnahmen.

Auch Kolibris erschienen in regelmäßigen Zeitabständen (etwa halbstündlich) am gleichen Baum, um im Schwirrflug Tropfen für Tropfen abzusammeln (Abb. 1). Die Kolibris kamen in der Regel einzeln; trafen zwei

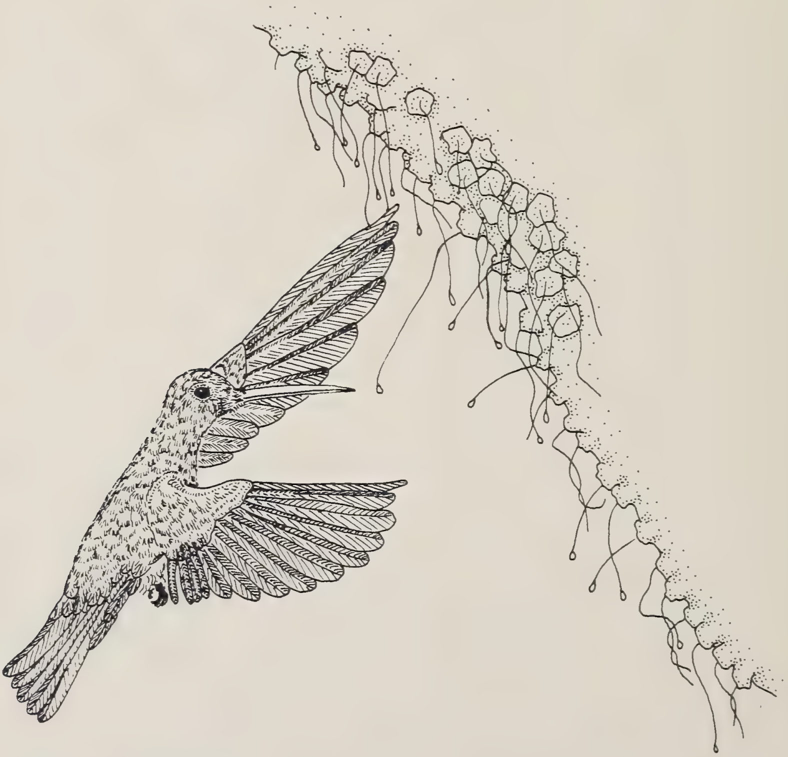


Abb 1. Kolibri beim Absammeln der Honigtautropfen. — (Etwa $^3/_4$ nat. Gr.)

gleichzeitig an demselben Baum ein, so entspann sich ein Verfolgungskampf, bis einer der beiden vertrieben war. Größere Wespen, die in der Nähe der Kolibris Honigtau sammelten, wurden ebenso verfolgt. Um den Honigtauproduzenten näher zu untersuchen, wurde eine größere Anzahl der „Gallen" abgesammelt und in Alkohol konserviert. Die Bestimmung der Kolibris im Freiland erwies sich als schwierig, so daß ein Tier während der Aufnahme von Honigtau erbeutet werden mußte; es handelte sich um ein Weibchen von *Amazilia viridigaster.* Außer dieser konnten noch weitere Arten der Gattungen *Chlorostilbon* und *Metallura* an den von Schildläusen befallenen Bäumen beobachtet werden.

Ein Teil des Schildlausmaterials befindet sich zur genauen Bestimmung bei Frank W. Mead in Gainesville, Florida. Wir nehmen an, die Schildläuse als zur Gattung *Xylococcus* gehörend richtig eingeordnet zu haben.

Beschreibung des Schildlausmaterials

Eine erste Unterteilung der gesammelten Entwicklungsstadien der Schildläuse kann dadurch vorgenommen werden, daß „Gallen ohne Fäden" von „fadentragenden Gallen" unterschieden werden. In den „Gallen ohne Fäden" finden sich entweder erwachsene Weibchen, die wiederum Eier oder schlupfreife Larven enthalten, oder diese „Gallen" umschließen nur noch die abgestorbenen, zu einer Schutzhülle für die Junglarven gewordenen, eingetrockneten weiblichen Imagines (Abb. 2, 3).

In den „Gallen mit Fäden" verbirgt sich ein birnenförmiges Gebilde, das durch vorn ansetzende Stechborsten und einen hinten aus dem Körper tretenden, weißlichen Faden gekennzeichnet ist (Abb. 4).

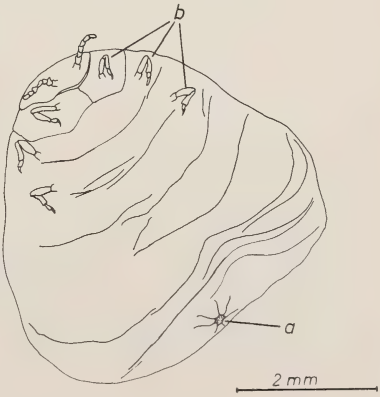


Abb. 2. ♀-Imago. Die in diesem Stadium noch recht kleine Geburtsöffnung (a) wird später sehr erweitert, das Tier stirbt ab, trocknet aus und wird so zu einer Schutzhülle für Eier und Junglarven. Obwohl diese Imagines Extremitäten (b) besitzen und demzufolge ihren Standort verändern könnten, fanden sie sich stets von „Gallen" umschlossen.

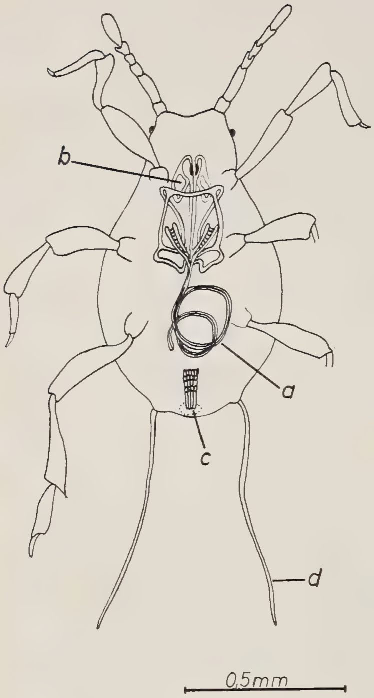


Abb. 3. Junglarve. Dieses Entwicklungsstadium der Schildläuse besitzt Extremitäten und stellt ein Ausbreitungsstadium dar. An den Larven fallen die langen Stechborsten (a) auf, die im Inneren der Tiere aufgerollt liegen. Der kompliziert gebaute Apparat (b) im Vorderteil der Larven dient wohl der Bewegung der Saugborsten. Er ist ebenfalls im Vorderteil der Larven 2 vorhanden. Am Hinterende der Larve ist die Anlage der zukünftigen Fadenbildungsdrüsen und der „Spinnplatte" (c) zu sehen. Am Körperende tragen die Junglarven ein Paar Cerci (d).

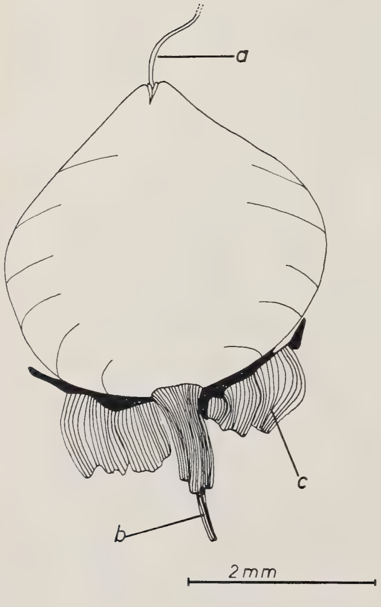


Abb. 4. Larve 2. Dieses birnenförmige, rötlichbraune Entwicklungsstadium der Schildläuse sitzt unbeweglich in seiner „Galle" verborgen, nur mit dem weißlichen Faden mit der Außenwelt verbunden. Diese Larve ist der eigentliche Honigtauproduzent. (a) Die sehr langen Saugborsten setzen am Vorderteil der Larve an. (b) Der Faden durchbricht die „Gallenwand" und ragt ins Freie. (c) Bei der Präparation am Tier haftengebliebene Reste der „Galle".

Dieses Entwicklungsstadium ist der eigentliche Honigtauproduzent. Bei stärkerer Vergrößerung fällt im Inneren des braunrötlichen Tieres eine komplizierte Apparatur auf, mit deren Hilfe vermutlich die sehr langen Stechborsten in die Wirtspflanze gesenkt werden (Abb. 3).

Feinstruktur des Fadens

Der Faden wird von der Schildlauslarve selbst gebildet. Er tritt durch die Analöffnung aus, durchbricht, von einem aus sehr vielen feinen Strängen gebildeten Hüllrohr geführt, die „Gallenwand" und ragt ins Freie.

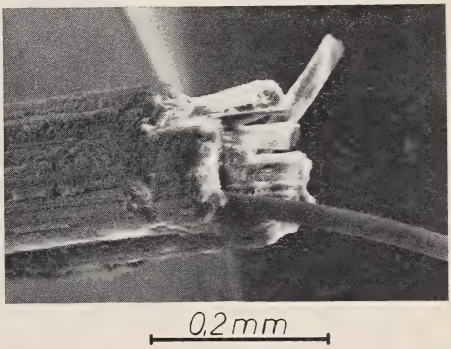


Abb. 5. Hüllrohr mit dem daraus hervorragenden Faden in Aufsicht. Wie aus Abb. 6 und 7 erkennbar, ist der Faden hohl; durch ihn wird der Honigtau tropfenweise abgegeben. Stereoscan-Aufnahme.

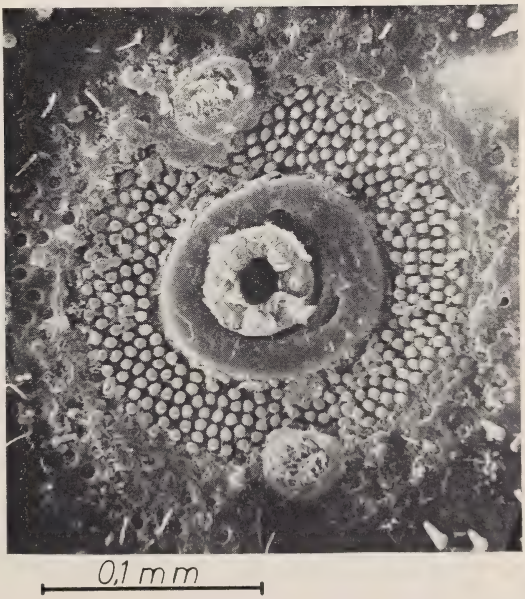


Abb. 6. Übersicht über die „Spinnplatte" am Analende der Larve 2. Oben und unten je ein Stigma; siehe auch Abb. 9. In der Mitte das abgebrochene Wachsröhrchen, dann eine ringförmige Chitin(?)-Platte, an die sich außen das „Spinnfeld" für das Hüllrohr (Abb. 5) anschließt. Stereoscan-Aufnahme.

Auch hier wird er noch einige Millimeter vom Hüllrohr umschlossen (Abb. 4,5). Schon bei relativ schwacher Vergrößerung zeigt sich, daß der Faden hohl ist. Er besteht aus 8 Elementen, die leicht verdrillt ein Röhrchen bilden (Abb. 6, 7, 8). Durch die Präparation der Larve wird sichtbar, daß das Röhrchen im Inneren des Tieres von vier paarigen Drüsen (?) gebildet wird, die ringförmig um die Analöffnung liegen (Abb. 9). Das Röhrchen

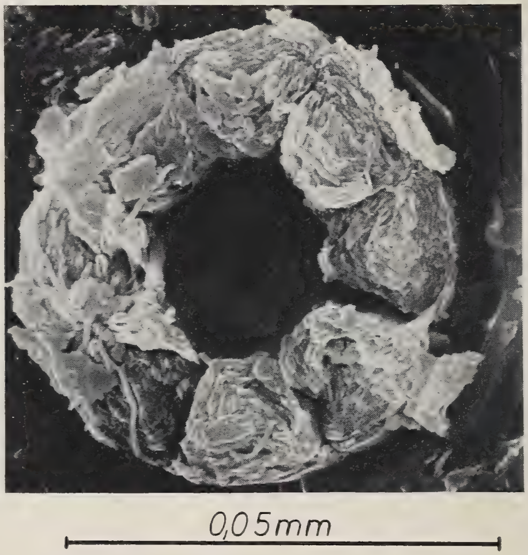


Abb. 7: Querschnitt durch das Wachsröhrchen. (Ausschnitt von Abb. 6). Hier ist deutlich erkennbar, daß das Röhrchen aus acht Strängen zusammengesetzt ist. Stereoscan-Aufnahme.

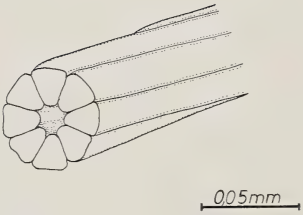


Abb. 8 Aufsicht auf das Röhrchen. Leicht verdrillt, bilden acht Elemente miteinander das der Ableitung des Honigtaus dienende Röhrchen.

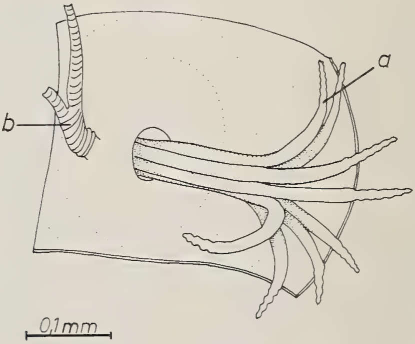


Abb. 9. Entstehung des Wachsröhrchens im Inneren der Larve 2. Vier paarige (?) Drüsen, die ringförmig um die Analöffnung angeordnet sind, bilden acht Stränge (a), die zusammen ein Röhrchen bilden. Links neben der Austrittsöffnung des Röhrchens ist eine Trachee angeschnitten (b). Siehe auch Abb. 6.

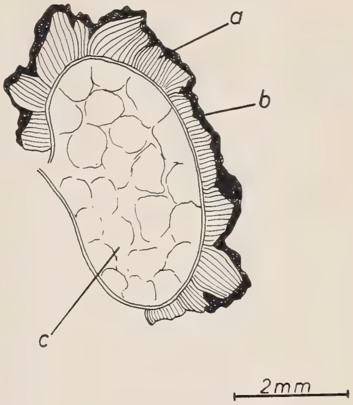


Abb. 10. Querschnitt durch den Körper der Larve 2 und die „Gallenwand". Auf die Wachsabscheidungen (a) sind pflanzliche Reste (b), wie Algen und Borkenstückchen aufgelagert. Im Inneren des Tieres ist der Fettkörper (c) getroffen worden.

selbst besteht vermutlich aus Wachs, wie auch das Hüllrohr und ein wesentlicher Teil der „Galle" aus Wachsabscheidungen gebildet sein dürften. Auf diese sind noch Teile pflanzlichen Ursprungs, wie Reste der Borke und Algen aufgelagert, welche die dunkle Färbung der „Gallen" hervorrufen (Abb. 10).

Über die Abgabe von Honigtau durch ein Röhrchen, wie es hier für die Schildläuse beschrieben wird, war in der uns bekannten Literatur nur wenig zu finden. Den deutlichsten Hinweis gibt Grassé im Traité de Zoologie, wo für Larven der Gattungen *Icerya, Xylococcus* und *Monophlebus* die Ausbildung eines Wachsröhrchens angegeben ist, das zur Ableitung des Honigtaus dient. Zu einer Abbildung in Grandi, die eine Larve der Schildlaus *Pericerya purchasi* darstellt, welche ebenfalls einen Fadenanhang mit Tropfen am Ende trägt, fehlen nähere Angaben ebenso wie für die im gleichen Werk erwähnte Larve von *Aspidoproctus maximus*. In deren Begleittext heißt es, daß kleine Vögel im südlichen Italien sie durch Beklopfen zur Abgabe von Honigtau veranlassen. In L. Lindingers Bestimmungsbuch der europäischen Schildläuse findet sich eine Zeichnung von *Xylococcus filifer*. An den Fadenenden der dort abgebildeten Larven sind ebenfalls Honigtautropfen zu sehen, wenn diese im begleitenden Text auch nur als Bläschen bzw. Tropfen (in Klammern und mit einem ? versehen) beschrieben werden.

Entwicklungszyklus

Es läßt sich folgender Entwicklungszyklus der Schildläuse vermuten: Aus den zur Schutzhülle für die Eier und Junglarven umgebildeten Weibchen (Abb. 2) wandern die beweglichen Junglarven (Abb. 3) aus und setzen sich an einer geeigneten Stelle des Wirtsbaumes fest. Die bis dahin im Innern der Larven aufgerollten Saugborsten werden entrollt und mit Hilfe der oben erwähnten Apparatur in die Wirtspflanze gesenkt. Anschließend erfolgt eine regressive Metamorphose zur Larve 2, welche die Segmentierung und Körperform der Junglarve nur noch schwer erkennen läßt (Abb. 4). Die Wachsabgabe, die bereits am Körper der Junglarve beginnt, wird nun verstärkt, und die Bildung der „Galle" setzt ein (Abb. 11).

Da die Larve 2 ohne Flügel und Extremitäten völlig unbeweglich ist, stellt sie wohl das Freßstadium dieser Schildläuse dar. Der beim Saugen von Pflanzensäften im Übermaß aufgenommene Zucker wird von ihr durch das nun ebenfalls ausgebildete Röhrchen — den weißen Faden — nach außen abgegeben, wie dies auch von anderen Homopteren, allerdings meist ohne Wachsröhrchen, bekannt ist. Diesem Larvalstadium folgt dann eine progressive Metamorphose, wahrscheinlich über Pronymphe und Nymphe bis hin zur Imago (Abb. 2).

Wenn auch der Gedanke an einen parthenogenetischen Zyklus naheliegt, da keine Männchen gefunden wurden, wäre es aufgrund des hier

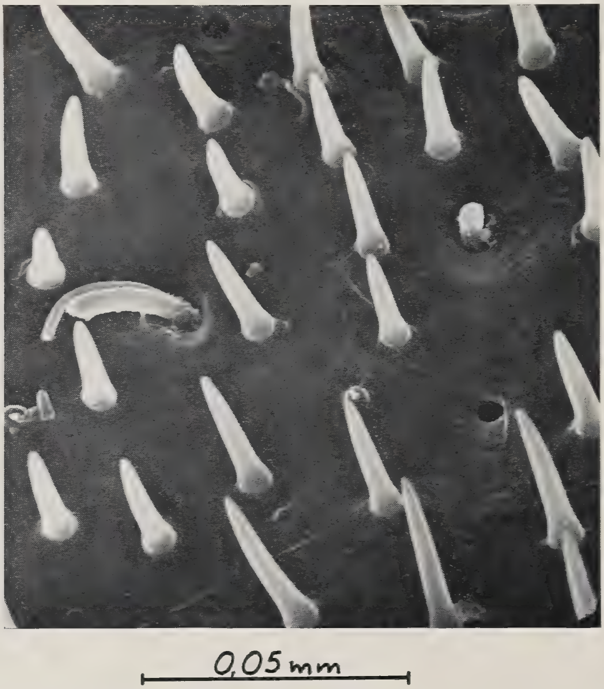


Abb. 11. Larve 2. Stark vergrößerte Ansicht der Körperoberfläche. Neben den Borsten, die über fast den gesamten Körper der Larve verteilt sind und der Verankerung in ihrer „Galle" dienen könnten, erkennt man Vertiefungen in der Kutikula, aus denen offensichtlich die „gallenbildenden" Wachsfäden ausgeschieden werden. Stellenweise sind Reste dieser Fäden erkennbar. Stereoscan-Aufnahme.

beschriebenen Materials sicher verfrüht, einen Entwicklungsgang ohne Befruchtung anzunehmen.

Über das Ausmaß der Schäden, die möglicherweise durch den Schildlausbefall an den Schattenbäumen der Kaffeeplantagen verursacht werden, haben wir keinerlei Anhalt. Die Bewohner der Gegend versuchen dem Befall der Guamo-Bäume dadurch zu begegnen, daß sie die Borke mit den daran haftenden „Gallen" wiederholt mit Hilfe ihrer Macheten abschälen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Federico Medem sei an dieser Stelle sehr herzlich für seine geduldige Gastfreundschaft gedankt, die uns seine Estacion de Biologia Tropical in Villavicencio/Colombia, zum Ausgangspunkt vieler Excursionen werden ließ. Unser Dank geht ebenfalls an Herrn Prof. Dr. G. Niethammer, Bonn, und Herrn Prof. Dr. Fr. Schremmer, Heidelberg, die uns mit Ratschlägen oder Literatur aus Deutschland versorgten. Weiter sind wir Frau C. Hemmer, Bonn, zu Dank verpflichtet; sie ermöglichte uns die Aufnahmen am Stereoscan.

Summary

During a two years stay in Villavicencio/Colombia, the authors observed several times that hummingbirds and insects were feeding on honeydew, secreted by larvae of Coccoidea. The insects were found to be sitting in clusters of several hundreds on the truncs and branches of shadowtrees of a coffeeplantation, hidden in a gall-like structure. The honeydew is produced by larvae 2 and conducted through a microscopic, threadlike tube, that consists of 8 elements.

A detailed description of some stages of developement of the Coccoidea and their larvae is given, accompanied by several drawings and photos.

Literatur

Blunck, H. (1957): Handbuch der Pflanzenkrankheiten. — Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Grandi, G. (1951): Introduzione Allo Studio Dell'Entomologia; Vol. I. — Edizioni Agricole, Bologna.

Grassé, P. (1951): Traité de Zoologie; Tom. X/Fasc. II. — Masson & Cie., Paris.

Hartert, E. (1900): Trochilidae (herausgeg. von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft). Friedländer und Sohn, Berlin.

Lindinger, L. (1912): Die Schildläuse (Coccidae). — Eugen Ulmer, Stuttgart.

Meyer de Schauensee, R. (1964): The Birds of Colombia. — Livingstone Publishing Co. Narberth, Pennsylvania.

Olivares, A. (1969): Aves de Cundinamarca. — Direccion de Divulgacion Cultural Publicaciones, Bogotá.

Pérez-Arbeláez, E. (1956): Plantas útiles de Colombia. — Libreria Colombiana — Camacho Roldan (Cia. Ltda.), Bogotá.

Simon, E. (1921): Histoire Naturelle des Trochilidae. — Encyclopedie Roret, Paris.

Anschrift der Verfasser: cand. rer. nat. F. Köster und H. Stoewesand, 53 Bonn, Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160.

Zur Biologie des Hochlandkolibris *Oreotrochilus estella* in den Anden Boliviens

Von

SIEGFRIED LANGNER, Salzgitter

Einleitung

Am Fuße einer kleinen Hügelkette, 3 706 m NN, liegt auf dem bolivianischen Hochland die Minenstadt Oruro, nur 10 km von den letzten Ausläufern der Cordillera Real entfernt. Hier war ich von 1967 bis 1971 beruflich tätig und hatte Gelegenheit, das Vorkommen und die Lebensweise des Hochland-Kolibris *Oreotrochilus estella* (d'Orb & Lafr.) in dieser wüstenartigen Trockensteppe mit extremen Temperaturschwankungen und einem minimalen Nektarangebot genauer zu studieren. Wenige Autoren befaßten sich bisher mit diesem Kolibri in den peruanischen Anden. Meine mehr als dreijährigen Freilandbeobachtungen sowie die Angaben über Klima und Vegetation beziehen sich hauptsächlich auf ein 18 km östlich Oruros in den ersten Hügeln der dort beginnenden Kordillere gelegenes Gebiet. Besondere Aufmerksamkeit richtete ich auf den Nahrungserwerb und die Überlebenschance während der kalten Wintermonate, auf die Balz und das Revierverhalten.

Verbreitung

Oreotrochilus estella finden wir in den Ländern, die Anteil an den Hochkordilleren haben, nämlich Chile, Bolivien, Peru und Argentinien. Nach Pearson (1953), Smith (1968) und Dorst (1962) leben die Tiere in den Anden Perus in Höhen bis über 4 000 m. Pearson erwähnt, daß sie zum Schlafen tiefere Gebiete aufsuchen und dabei mehr als 70 Meilen (125 km) zurücklegen, bis sie eine Höhenlage von 12 000 Fuß (3 900 m) erreichen In Chile bewohnen sie die Provinzen Tatapacá und Arica (Johnson 1965).

Für Bolivien nennen Bond & Meyer de Schauensee (1943) El Pongo, Oploca, Callipampa, Viloca, Llallagua und Lago Lobota, d. h. das Vorkommen dieses Kolibris in den Provinzen La Paz, Oruro, Potosi und Cochabamba.

Dem kann ich noch folgende Orte hinzufügen:

1. Das Seitental nordöstlich von Sepulturas, 18 km östlich Oruros.
2. Die Trockenlagune von Cala cala, 25 km östlich Oruros.
3. Die Berge um Conde auqui, ca. 35 km nordöstlich Oruros.

Bond und Meyer de Schauensee erwähnen zwei Nester, davon eines in 4 900 m am Lago Lobota bei Potosi. Ich fand das am höchsten gelegene Nest in einem Totengebäude bei Conde auqui in 4 000 m. In diesem Gebiet beobachtete ich die Kolibris in 4 800 m Höhe beim Insektenfang in den Felsen. Einer brieflichen Mitteilung des Tierfängers Charles Cordier (Cochabamba) zufolge fing dieser im Jahre 1967 *Oreotrochilus* in einer Höhe von 2 800 m und markierte damit die untere Verbreitungsgrenze.

Klima

Die durchschnittliche Niederschlagsmenge für die Jahre 1967 bis 1970 betrug 271,8 mm; sie nimmt vom Norden nach Süden stetig ab. Während der Trockenzeit (April bis September) fällt zwei bis drei Monate kein Regen. Ein kurzer Schneefall, der meist nur in den Bergen um die Stadt herum niedergeht, kündigt in den Monaten August/September das Ende der Trockenzeit an. Die große Regenzeit beginnt im November/Dezember. Während dieser Monate fallen die Niederschläge hauptsächlich nachmittags und nachts.

Die Trockenzeit entspricht in diesen Breiten dem Winter, dessen nächtliche Tiefsttemperaturen — 20 °C erreichen, während am Tage das Quecksilber in der Sonne auf + 20 °C ansteigt.

Den großen Tag- und Nachtschwankungen entspricht der Unterschied zwischen Schatten- und Sonnentemperaturen. Die niedrige relative Luft-

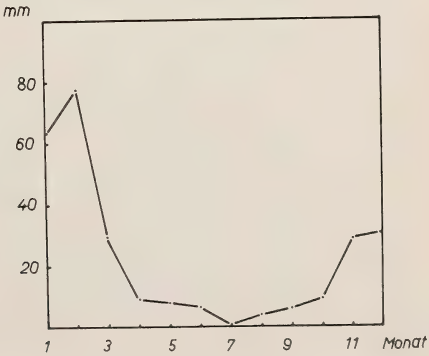


Abb. 1. Niederschlagskurve. Monatsmittel vom 1.7.1967 bis zum 30.6.1970

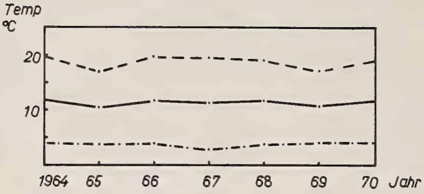


Abb. 2: Januartemperaturen.
---------- mittlere Maxima
———— mittlere Lufttemperatur
-·-·-·-·-·- mittlere Minima

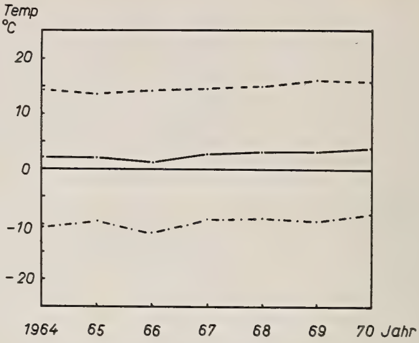


Abb. 3. Julitemperaturen (s. Abb. 2)

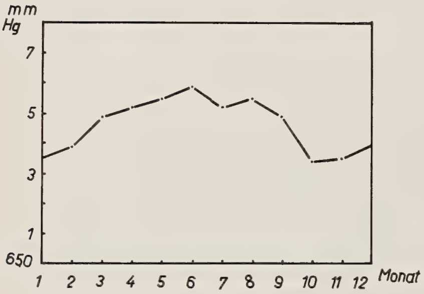


Abb. 4. Der Luftdruck. Monatsmittel vom 1. 7. 1967 bis zum 30. 6. 1970

feuchtigkeit (zwischen 30 und 50 %) und der höhenbedingte große Anteil an ultravioletter Strahlung lassen das Klima noch härter erscheinen.

Entsprechend der Regen- und Trockenzeit ergeben sich, wenn auch sehr wenig ausgeprägt, periodische Luftdruckschwankungen. Die Wintermonate charakterisieren sich durch ein ständiges Hoch. Das bedeutet für diese Zeit: wolkenloser Himmel und intensivste Sonneneinstrahlung, die den Kolibris während dieser Monate die Existenz auf der Höhe ermöglicht, wie wir später erfahren werden.

Biotop

Das Vorkommen von *Oreotrochilus estella* ist an drei Voraussetzungen gebunden, nämlich an Nektar, Wasser und an Felsklippen, die schroff aus den sanften Hügeln der Vorberge hervorbrechen.

Wasserüberrieselte Felswände, kleine Kaskaden und flache Gerinnsel benutzen die Tiere für ihr Bad am Morgen und Abend. Die Felsklippen bieten ihnen Nischen und Spalten zum Schlafen und zum Nestaufhängen.

Sie schützen gegen Unwetter und erzeugen ein günstiges Mikroklima während der Nacht.

Der Ausschnitt in Abb. 6 umfaßt etwa 25 % eines Gebietes, in dem aufgrund nächtlicher Zählungen 10—20 Vögel lebten, bei denen die ♀ in der Überzahl waren. Das nächste Brut- und Schlafgebiet liegt 5 km entfernt. Die weite Streuung dieser Gebiete ist durch das Fehlen der oben genannten Faktoren bedingt. Ihre dünne Besiedelung dürfte aber wesentlich vom geringen Angebot an Nektarquellen abhängen. Besonders zur Brutzeit, wenn für die Aufzucht der Jungen große Nektarmengen erforderlich werden, erweitern die Vögel ihr Nahrungsrevier erheblich, um den Bedarf zu decken. Eine dichtere Besiedelung hätte Nahrungsmangel zur Folge und würde das Überleben der Brut gefährden.

Die Vegetation dieser Gegend wird heute noch stark dezimiert. In ständiger Raubwirtschaft reißt man die Tolasträucher samt Wurzeln als Brennmaterial aus. Die zunehmende Versteppung führt stellenweise bereits zur Verwüstung. Noch herrscht die Trockengrassteppe vor. Ichu-Gras, sukkulente Polsterpflanzen und wenige Tolasträucher bedecken die Hochfläche des Altiplanos, an feuchten Orten auch ein wenig Gras und Geranium. Die Erhebungen und Hügel der nahen Cordillera Real sind gleichfalls unbewaldet. Dort finden wir die gleiche Vegetation wie auf dem Altiplano. Doch in den zahlreichen, schmalen Tälern, besonders wenn sie etwas Wasser führen, wird das Gras dichter. An feuchten Stellen wachsen Moose und Flechten. An den Hängen vieler Hügel und Täler stehen Säulenkakteen, dazwischen *Budeya incana* und sukkulente Papilonaceensträucher. *Liabum* und kleine Opuntienkolonien ergänzen das Gesamtbild der Vegetation.

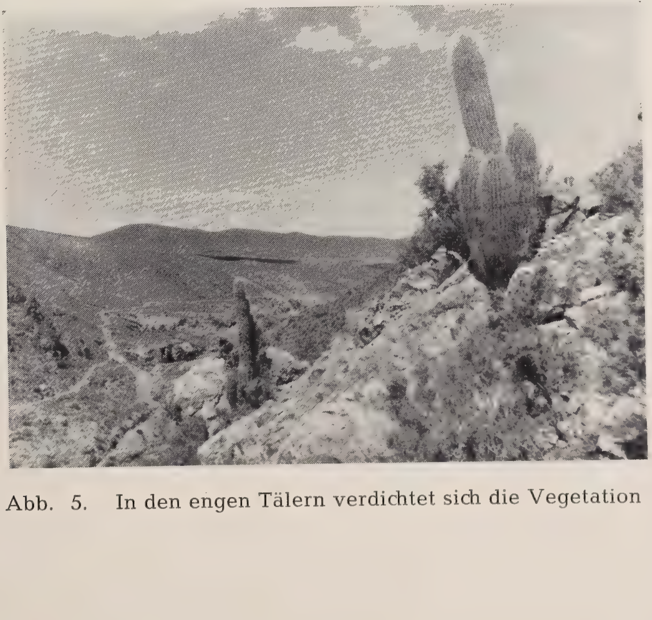


Abb. 5. In den engen Tälern verdichtet sich die Vegetation

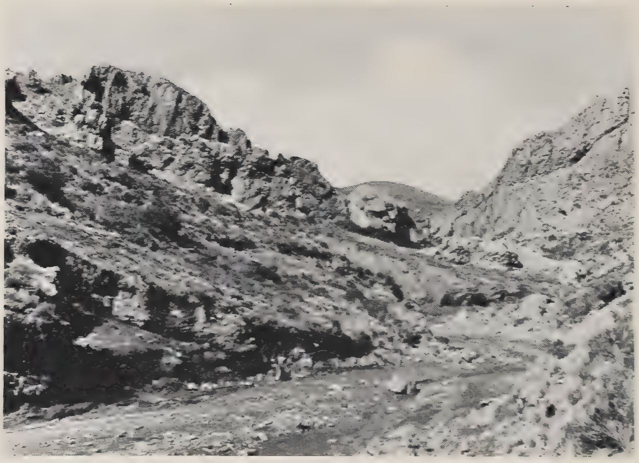


Abb. 6. Tal nahe bei Sepulturas. Höhe der Felsen bis 50 m. Hier befinden sich die Schlaf- und Nistplätze.

Es scheint in der Tat kaum Pflanzen zu geben, die ausreichend Nektar liefern. Vor allem aber blüht während der Trockenzeit im Umkreis von mehr als dreißig Kilometern nichts mehr. Die Blütezeit der oben genannten Pflanzen beginnt etwa mit der Regenzeit. Ausnahmen bilden die Kakteen, die oft schon Anfang Oktober ihre Kelche öffnen und bis Dezember ausreichend Nektar führen. Etwas früher, Ende August bis Anfang September, blühen einige wenige der sukkulenten Papilionaceen-Sträucher, deren Nektargehalt aber sehr gering ist. Die spärlichen Pflanzen und Obstbäume in den Gärten Oruros, die im September und Oktober blühen, werden von Kolibris kaum besucht.

Nahrung und Nahrungserwerb

Alle Kolibris ernähren sich vom Blütennektar und kleinen Fliegen, Mükken und Spinnen. Diese nehmen sie teils mit dem Nektar auf, teils fangen sie sie fliegenschnäpperartig aus der Luft oder picken sie von Büschen, Blättern und aus Gesteinsritzen.

Es ist auch bekannt, daß Bergkolibris und jene der gemäßigten Breiten in der Nahrung stärker auf Insekten angewiesen sind (Poley 1966). Dieses gilt ganz besonders für die Hochlandkolibris der Anden. Zugleich bestätigt sich aber auch hier die Beobachtung: Ohne Blüten keine Kolibris!

In der kalten Trockenzeit scheint die Situation für die Ernährung der Tiere aussichtslos zu werden, denn es gibt nur noch wenige Insekten und

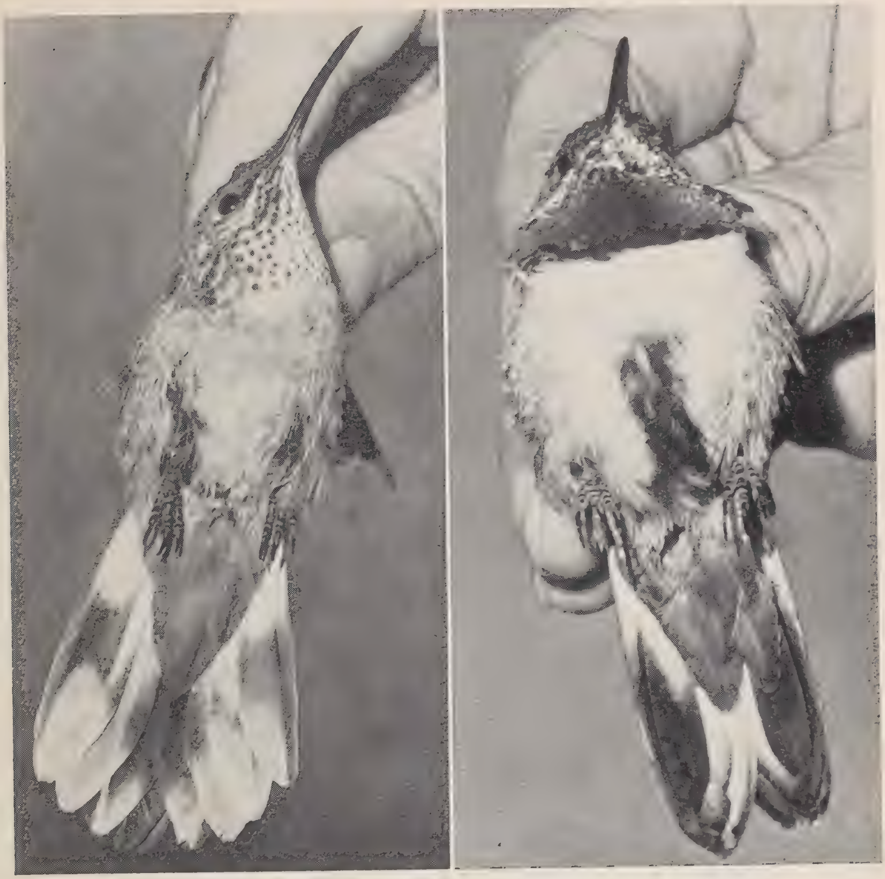


Abb. 7. *Oreotrochilus estella* ♀ (links) und ♂ (rechts)

im Umkreis von mehr als dreißig Kilometern keine Blüten. Deshalb sucht man *Oreotrochilus estella* in den Monaten Juni bis August auch vergeblich während des Tages im engbegrenzten und leicht überschaubaren Wohngebiet. Des Abends aber, kurz vor Sonnenuntergang, sind sie plötzlich da (s. Tab. 1). Nicht einer nach dem anderen, sondern beinahe alle zur gleichen Zeit.

Tabelle 1: Messungen zur Rückkehr der Kolibris an den Schlafplatz im Juli.

Temp. °C	Rückkehr Zeit	Rückkehr Lichtwert [1]	Schlafplatzsuche Zeit	Sonnenuntergang	Dunkelheit
8	17.50	7,5	18.12	18.25	18.45

---

[1] Mit dem Belichtungsmesser bei $^{18}/_{10}$ DIN gemessen.

Tabelle 2: Untersuchungen von Kropf-, Magen- und Darminhalt (5 Ex.). A: Tiere abends nach der Ankunft getötet (3). B: Tiere morgens vor dem Abflug getötet (2).

Kropf Inhalt	Magen Inhalt	Darminhalt			
		Nektar	Eiweiß	Fett	Pollen
A: Mücken Fliegen unzerkleinert	stark zermahlene Chitinteile	ja	ja	ja	ja
B: Kropf leer	ja wie oben	nein	ja	ja	ja

In der Frühe zwischen 5.00 und 6.00 Uhr, bei Lufttemperaturen unter oder um 0 °C und Lichtwerten um 4,0 verlassen die Tiere einzeln ihre Schlafstellen und sind plötzlich wieder verschwunden. Die Untersuchung des Verdauungstraktes erbrachte die in Tabelle 2 verzeichneten Ergebnisse. Die Kolibris befinden sich also während der kalten Zeit tagsüber auf Nahrungssuche. Die nächste Blütenflora finden wir in diesen Monaten in den Tälern um Cochabamba, 90 bis 100 km Luftlinie entfernt und 2 400 m hoch gelegen. Bei einer von mir geschätzten Fluggeschwindigkeit von 100 bis 120 km/h benötigen sie für diese Strecke etwa eine Stunde.

Tägliche Vertikalveränderungen zum Aufsuchen der Schlafplätze, allerdings in umgekehrter Richtung, bestätigt Pearson aus Peru, indem er erwähnt, daß die Vögel dazu mehr als 70 Meilen (125 km) zurücklegen.

Das frühe Aufsuchen der Schlafplätze unmittelbar nach der Ankunft (noch vor den übrigen Vögeln), sowie das zeitige Aufbrechen am frühen Morgen ist gut zu verstehen, wenn man bedenkt, daß jedes unnütze Verweilen große Kaloriemengen verbraucht, die für den anstrengenden Flug benötigt werden. Besonders der abendliche Heimflug wird durch häufig einsetzende Abwinde erschwert.

Drei Faktoren lösen bei *Oreotrochilus estella* das Aufhängen in Schlafstellung aus: Krankheit, Futtermangel und Dunkelheit. Dieselben gekäftigten Tiere gingen im dunkleren Zimmer durchschnittlich zwei Stunden früher in Schafstellung als auf dem helleren Hof.

Wenn in den Monaten August/September die Temperaturen ansteigen und die Tage um wenige Minuten länger werden, kehren die Kolibris nicht etwa später von ihren Nahrungsflügen zurück, sondern früher. Im gleichen Maße, wie mit steigender Temperatur die Blütenflora in den Tälern emporsteigt, verkürzt sich ihre Abwesenheit. (In der ersten Augustwoche blühen die Aprikosen in 2 800 m) Wenn dann im Oktober/November die Kakteen hier oben zu blühen beginnen, können wir *Oreotrochilus* wieder ganztägig im Standquartier antreffen. Damit offenbart sich eine Abhängigkeit der Nahrungsflüge vom vertikalen Rhythmus der Bergflora.

Die Auswertung der Kropf-, Magen- und Darmanalysen ergibt ferner, daß der Kropf die Insekten, nicht aber Nektar speichert, und auch nur dann, wenn der Magen gefüllt ist. Bei fortschreitender Verdauung des Mageninhaltes leert er sich während der Nacht. Zur gleichen Zeit wird im Darm der Nektar verdaut. Dieser kann im Vergleich zu den Proteinen und Fetten schneller in Energie umgesetzt und am nächsten Morgen für die Erhöhung der Körpertemperatur und zum Start benutzt werden.

Der Magen ist sehr muskulös und besitzt im Inneren kräftige Kaufalten, die vom Eingang bis zum gut ausgebildeten Pylorus eine Ventralrinne bilden (Abb. 8). Sie läßt den Nektar, dessen Verdauung im Darm stattfindet, ungehindert durchfließen.

Ab Oktober, wenn das Nektarangebot am Standort ausreicht, vermindern die Vögel ihren Insektenkonsum nicht zugunsten des Nektars. Ich hatte vielmehr den Eindruck, daß in dieser Zeit mit Beginn der Mauser mehr Insekten gefressen werden als vorher.

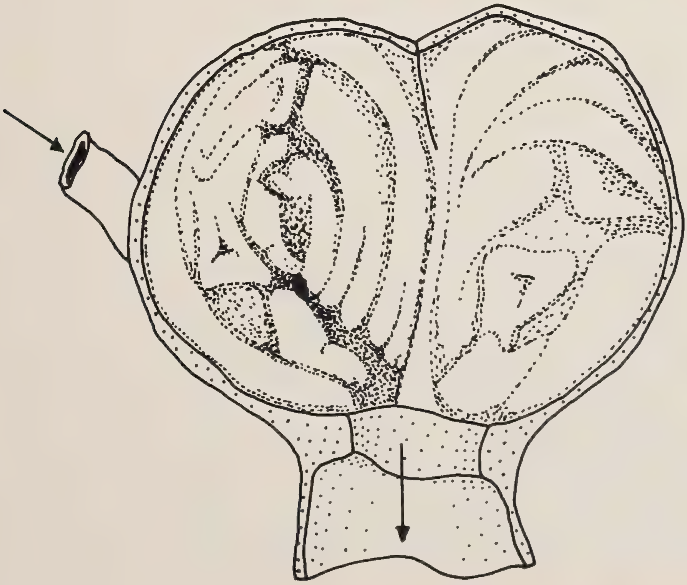


Abb. 8. Geöffneter Magen. Links ist die Ventralrinne erkennbar

Übernachtung und Schlafplätze

Für nächtliche Zählungen, Aufnahmen und Messungen muß man die Schlafplätze der Kolibris kennen. Das geübte Auge findet sie am Tage leicht, weil dort größere Mengen getrockneter Kotspritzer am Felsen kleben. Die Tiere bevorzugen Nischen, Grotten und nicht zu tiefe Höhlen als Schlafplätze. In den Wand- und Deckenspalten oder unter kleinen Abbrüchen im Gestein hängen sie sich wie Mauersegeler an den Fels (Abb. 9). Die Himmelsrichtung der Schlafstellen ist immer ohne Bedeutung, nicht aber deren Höhe vom Erdboden, insbesondere im Winter. Nur ganz selten fand ich in der kalten Trockenzeit Tiere in mehr als 4 m Höhe über dem Erdboden schlafend, nie aber in Nischen hoch oben in der Wand. Wind und Kälte würden den sicheren Tod bedeuten. Diese Gewohnheit gilt nicht für die wärmere Regenzeit.

Das ausgeprägte Territorialverhalten von *Oreotrochilus estella* während der Balz und Brut kann außerhalb dieser Zeit nicht auf das Schlafverhalten übertragen werden. Nach beendeter Brut gibt es keine Schlafreviere. Die Kolibris übernachten, speziell während der Wintermonate, einzeln an getrennten Orten, oder man findet mehrere ♂ und ♀ an einer gemeinsamen Schlafstelle. Die größte Ansammlung entdeckte ich im Juli 1970. In einer Grotte (3 m hoch, 4 m breit, 1,5 m tief) schliefen 2 ♂ und 5 ♀. Der Abstand zwischen ihnen betrug 40 bis 60 cm. Nur in einem Falle konnte ich nachweisen, daß zwei Tiere, dazu noch ♂ und ♂, auf Körperfühlung schliefen.

Zum einmal gewählten Schlafplatz besitzt *Oreotrochilus estella* eine ziemlich feste Bindung. Im Vergleich zu der sonst wenig sozialen Art dieser Vögel und dem ausgeprägten Revierverhalten bei Balz und Brut finden wir im winterlichen Schlafverhalten eine Form, die man vielleicht auf weite Sicht als Übergangsform bezeichnen mag. Sie könnte vielleicht zur Bildung von Schlafkolonien führen, einem Verhalten, das den klimatischen Bedingungen sicher besser entspräche.

Zum Schlafen hängen sich die Vögel wie Mauersegler an den Fels und benutzen den Schwanz als Stütze. Infolge ihrer Poikilothermie kann man sie mit der Hand abpflücken, und es dauert zehn bis dreißig Minuten, bis sie durch Muskelzittern ihre Aktionstemperatur erreichen. Hochlandkolibris besitzen eine niedrigere Schlaftemperatur als ihre tropischen Verwandten der Tiefländer. Diese sind bei Kälteeinbrüchen, die bis dicht über dem Gefrierpunkt eintreten können, in der Nacht besonders gefährdet.

Meine Messungen der Körpertemperatur schlafender Bergkolibris um 22 Uhr an verschiedenen Schlafstellen zeigten, wie die Temperatur dieser Vögel entsprechend der jeweiligen Außentemperatur (Lufttemperatur) er-

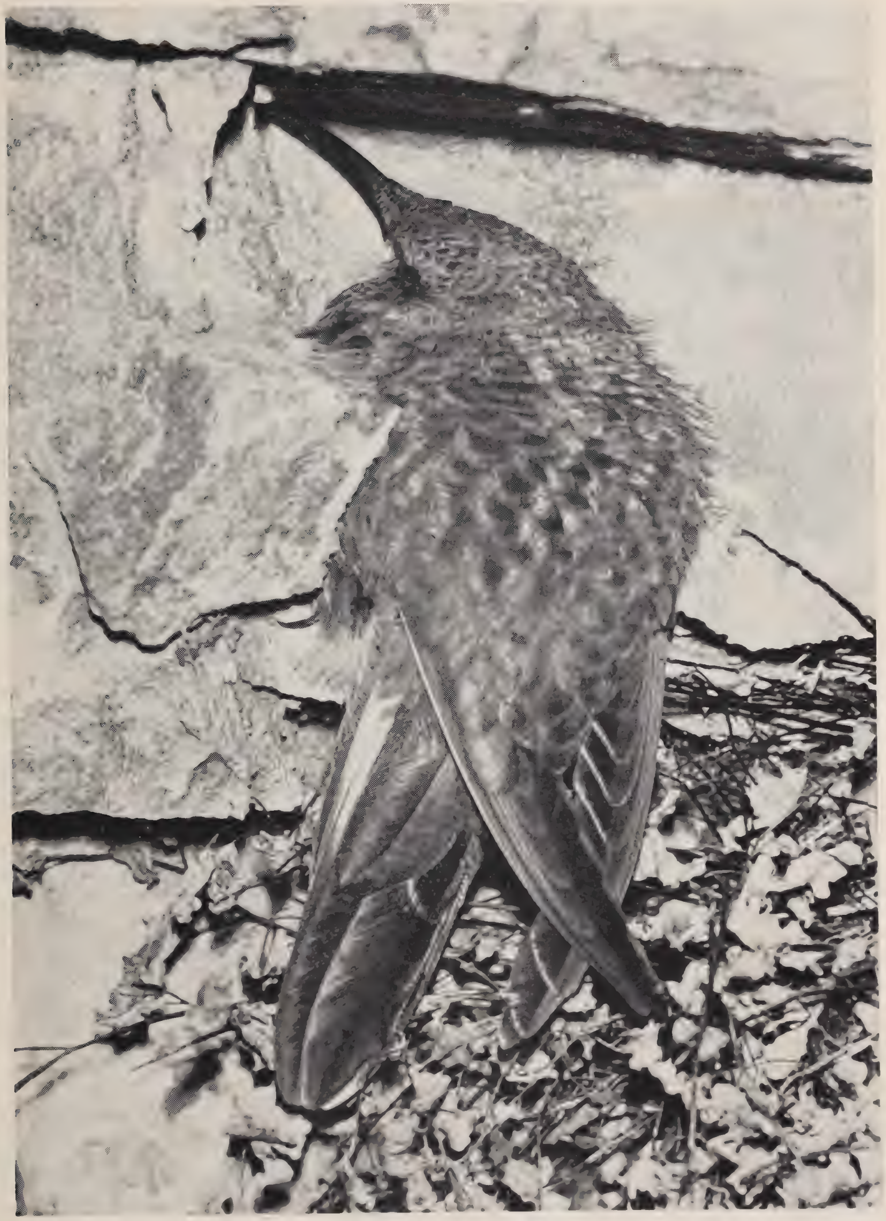


Abb. 9. Schlafendes ♀

niedrigt war (s. Abb. 10). Da die Winternächte auf dem Altiplano Tiefsttemperaturen bis zu — 20° C erreichen, stellt sich von selbst die Problematik der Kälteresistenz dieser Kolibriart. Es bleibt zunächst zu untersuchen:

1. Wie tief sinkt die Temperatur an den Schafstellen?
2. Welche Tiefsttemperaturen vertragen die Vögel darüber hinaus?

In den Jahren 1968 und 1970 maß ich die absoluten Minima während der Wintermonate Mai bis August an einem ständig besetzten Schlafplatz. Als Vergleich dazu dienten während der gleichen Zeit die Tiefsttemperaturen des Flughafens Oruro. Dieser liegt zwar auf der freien Hochfläche, da sich aber das Wohngebiet der Kolibris am Talausgang zu dieser Hochfläche befindet, dürften hier gleiche oder ähnliche Lufttemperaturen vorausgesetzt werden. Der Vergleich beider Kurven in Abb. 11 zeigt ein erstaunliches Resultat. An den Schlafplätzen ist die Lufttemperatur um durchschnittlich 20° C höher als in der Umgebung, und während des ganzen Winters sinkt sie nie unter + 5° C.

Die Erklärung für dieses Phänomen bietet sich von selbst an, wenn man erlebt hat, wie stark die Sonneneinstrahlung bei ständig wolkenlosem Himmel die Felsklippen aufheizt, besonders wenn diese wie hier durch Metalloxyde oft dunkel gefärbt sind. Die tagsüber aufgeheizten Felsen speichern genügend Wärme, um für die Nacht ein Mikroklima zu erzeugen, das den Vögeln die einzige Überlebenschance bietet.

Versuche mit zwei Tieren im Kühlschrank haben ergeben, daß *Oreotrochilus estella* zwischen —4° C und —7,5° C den Kältetod stirbt, wenn die Temperatur im Zeitraum von 5 Stunden auf —7,5° C absinkt.

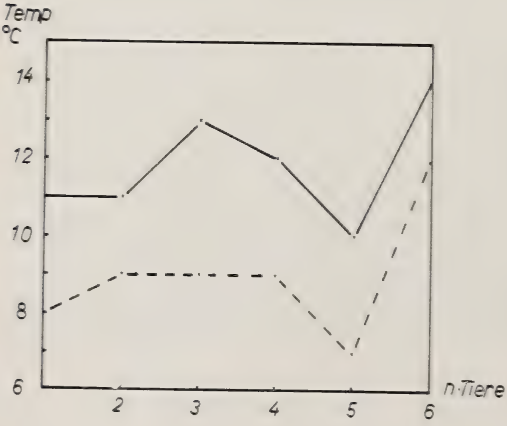


Abb. 10. Die Körpertemperatur schlafender Bergkolibris (ausgezogene Linie) um 22 Uhr, gemessen im Ösophagus von 6 Tieren an 2 verschiedenen Schlafplätzen, im Verhältnis zur jeweiligen Lufttemperatur (Strichellinie)

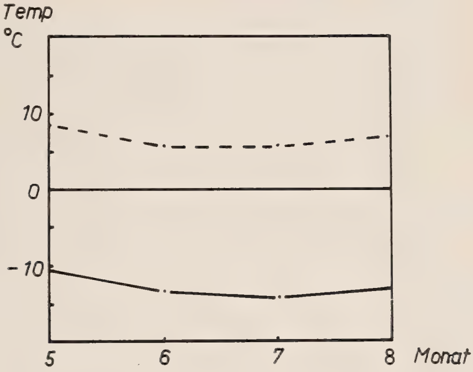


Abb. 11. Lufttemperaturen. Mittelwerte der absoluten Minima für 1968 und 1970. ——— an den Schlafplätzen der Kolibris; .—. auf der Hochfläche

Ab 0° C begannen die Vögel ihre Körpertemperatur unter hohem Energieverbrauch wieder zu steigern. Sie erwachten dabei aus der typischen Schlaf- und Kältestarre. Anormal schnelle und starke Atembewegungen und heftiges Muskelzittern ließen die Tiere für zwei Stunden flugfähig werden, bis Minustemperaturen zwischen drei und fünf Grad erreicht wurden. Danach trat wiederum eine Starre ein, aus der die Versuchstiere bei sinkenden Temperaturen nicht mehr erwachten.

Einer der beiden Vögel hatte unmittelbar vor Versuchsbeginn noch eine größere Menge Flüssigkeit zu sich genommen. Diese erbrach er von −1° C an nach und nach mit sinkender Temperatur.

Balz und Nestbau

Wenn bei günstigen Wetterverhältnissen Anfang Oktober die Säulenkakteen ihre Blüten öffnen und die Kolibris am Standort bleiben, dann setzt mit der Mauser auch die Balz ein. Diese ist zunächst noch recht ziellos. Mehrere ♂ streiten sich um beliebige ♀ oder ein ♂ jagt ein ♀, wobei andere ♂ hinzukommen. Die Fluglinien verlaufen ungeordnet und durcheinander. Die ♂ stoßen bei der Verfolgung die gleichen Laute aus, die sie auch beim Vertreiben eines Eindringlings aus dem Territorium benutzen, ein scharfes „Stia-stia-stisti-sti". Der Flug endet meist, wenn das ♀ sich in einem Busch oder im Felsen niederläßt. Nach kurzer Pause zerstreut sich die Gesellschaft in verschiedene Richtungen. Dieser Teil der Balz läßt sich am besten mit *Balzjagd* bezeichnen (Abb. 12).

Wenn das ♀ einen Ort für den Nestbau gewählt hat, festigt sich das Verhältnis zu einem männlichen Partner, der das Gebiet sofort als Territorium verteidigt und Rivalen verjagt, die sich ihm oder dem ♀ nähern.

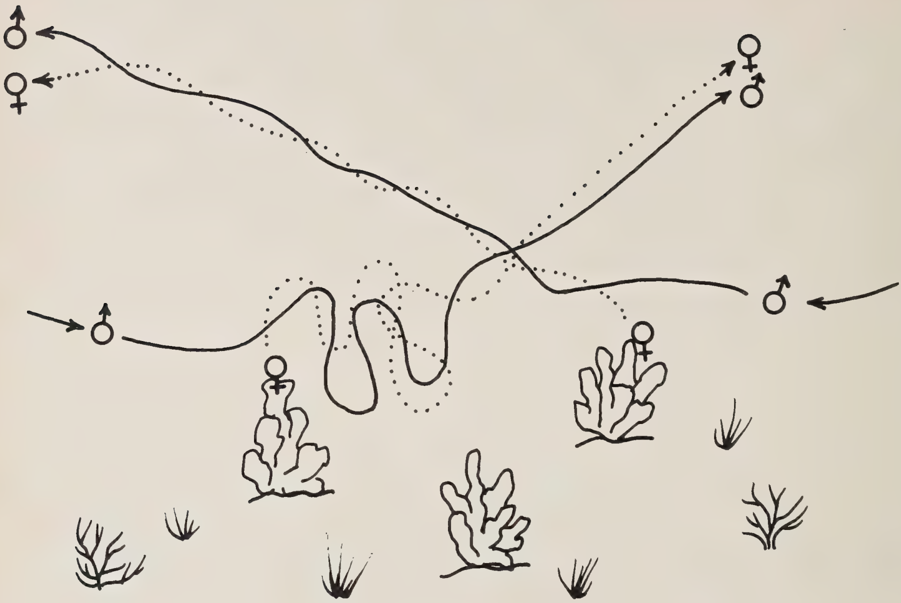


Abb. 12. Die Balzjagd

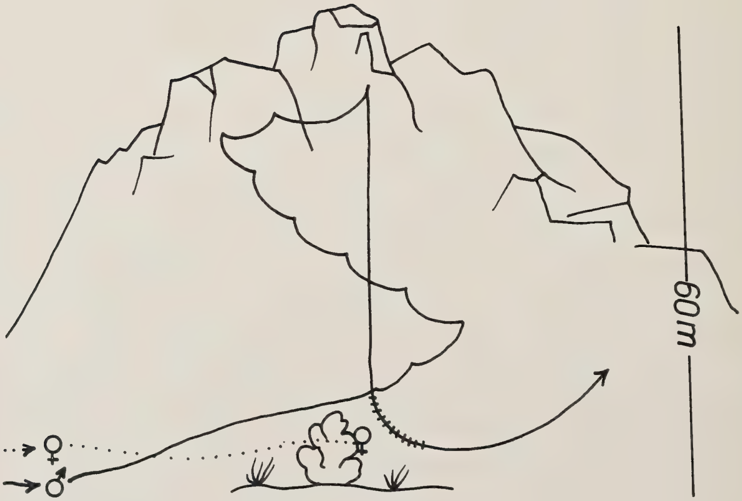


Abb. 13. Die Imponierbalz

Die Territoriumsgrenzen sind dabei nicht genau fixiert, sondern sie werden von der augenblicklichen Aggressionslust des Inhabers bestimmt. Zu dieser Zeit führt das ♂ häufiger einen Balzflug aus, den ich als *Imponierbalz* bezeichnen möchte:

1. Beide Partner fliegen auf einen Busch zu, das ♀ bleibt dort sitzen. Oder: das ♀ sitzt in einem Busch, den das ♂ dicht überfliegt.
2. Das ♂ steigt in girlandenartigen Schwüngen 30—40 m in die Höhe, wobei es oft eine einfache Spirale beschreibt.
3. Von oben läßt es sich mit angelegten Schwingen auf den Standort des ♀ fallen und bremst den Sturz wenige Meter darüber mit gespreizten Schwanz- und Schwungfedern ab. Dabei entsteht ein schnarrendes Geräusch, das dem „Meckern" der Bekassine ähnlich ist (Abb. 13).

Die dritte Phase, von mir als *Kopulationsbalz* bezeichnet, verläuft wie auf Abb. 14 (s. Legende) dargestellt.

Die Balzhandlungen wiederholen sich mehrmals, immer heftiger werdend, und enden mit der Kopula. Ob beim Balzspiel auch die Zunge den

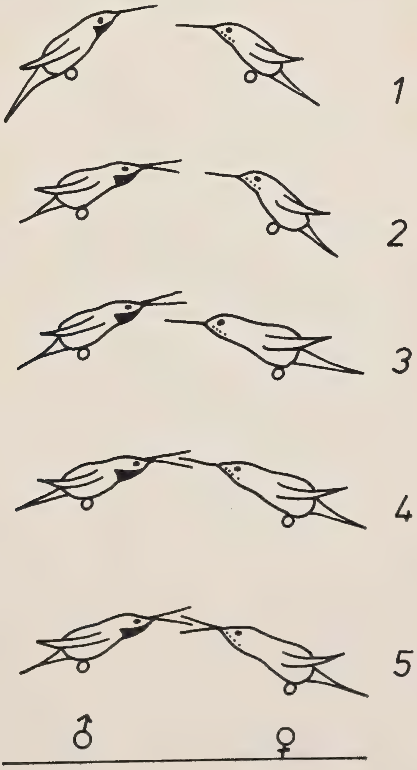


Abb. 14. Die Kopulabalz: 1. ♂ (links) und ♀ (rechts) sitzen nebeneinander auf einem Ast. 2. das ♂ läßt feine „Ziep"-Laute hören und dreht sich zum ♀, spreizt das „Halstuch" und senkt den sich öffnenden Schnabel zum ♀. 3. Dieses pickt nach der goldgrün schimmernden Kehle des ♂, das den Schnabel noch weiter öffnet. 4. Das ♀ führt seinen geschlossenen Schnabel oder 5. nur den Oberschnabel in den offenen Schnabel des ♂ unter gleichzeitigem Schwanzspreizen. Dann folgt die Kopula.

Schnabel des Partners ausleckt, wie es Poley (1968) bei der Balz von *Amazilia franciae* beobachtet hat, konnte ich nicht feststellen. Dorst (1962) erwähnt, daß das ♀ vor der Kopulation das ♂ füttert. Ich wage bei meinen Beobachtungen nicht zu behaupten, ob es sich um eine tatsächliche oder nur um eine symbolische Fütterung gehandelt hat.

Das ♀ wählt den Nistplatz und baut das Nest, während das ♂ sich in der Nähe aufhält und Rivalen verjagt oder sich bei der Nahrungssuche mit ihnen streitet.

Für die Wahl des Nistplatzes ist die Lage zu einer bestimmten Himmelsrichtung bedeutungslos. Dagegen müssen aber überhängende Felsen oder Nischen vorhanden sein, die Schutz gegen Wetter und Sonne bieten. Nie fand ich ein Nest, das von den Sonnenstrahlen erreicht werden konnte. Die harte ultraviolette Strahlung in dieser Höhe würde die Brut in kurzer Zeit töten. Auch wählen die ♀ für ihr Vorhaben nicht jede geschützte Höhle. Sie vermeiden solche, an deren Wänden und Böden sich Feuchtigkeit und Wasser sammeln können. Vom Nest aus muß der brütende Vogel im Direktflug ins Freie gelangen können. Nur bei sehr großen Höhlen machen die Tiere eine Ausnahme, etwa solchen mit 6—8 m Innenhöhe und einem fast ebenso großen Eingang. In eine Höhle dieser Größe wurden Nester bis zu 4 m hineingebaut, was die Kolibris sonst sehr vermeiden, weil sie das Terrain davor nicht einsehen können. Alle beobachteten Nester, etwa 20, befanden sich in einer Höhe zwischen 2 und 15 m über dem Erdboden.

Das ♀ beginnt mit der Konstruktion, indem es ein oder zwei Bündel aus Lamawolle und Moos mit dem Schnabel in eine Felsritze stochert und dort mit Nektar und etwas Sand festklebt. An diesen „Halteseilen" befestigt es das dickwandige Nest, dessen wichtigste Bestandteile Lama- und Schafwolle, Moos, Federn und feine Haarwurzeln sind. Die Nestmulde polstert es mit Wolle und Federn; sie ist ca. 20 mm tief und 40 mm im Durchmesser.

Felswände bieten für den Nestbau unterschiedlichere Voraussetzungen als Bäume oder Büsche. So haben sich drei Nesttypen entwickelt, die in abgewandelter Form immer wieder auftauchen:

1. Das schuhförmige Hängenest (Abb. 15).
2. Das freie Stütznest.
3. Das aufgesetzte Stütznest (Abb. 16).

Das in Abb. 15 dargestellte schuhförmige Hängenest mußte durch ein nachträglich angebautes Gegengewicht auf der rechten Seite verlängert werden, weil es bei längerer Belastung zu sehr nach links abkippte. Pearson (1953) vermutete, daß ein Nest für mehrere Bruten benutzt wurde, weil ein mumifizierter Vogel daran hing.

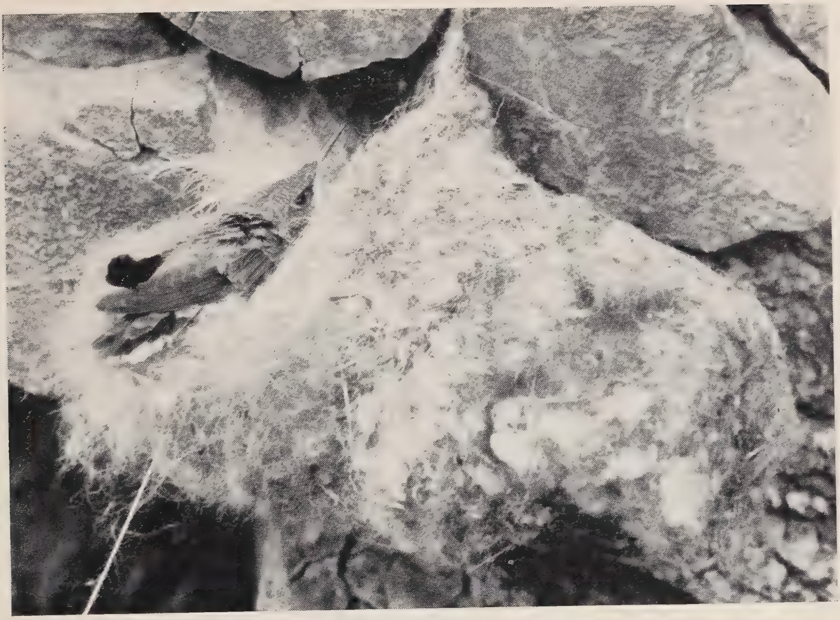


Abb. 15. Schuhförmiges Hängenest

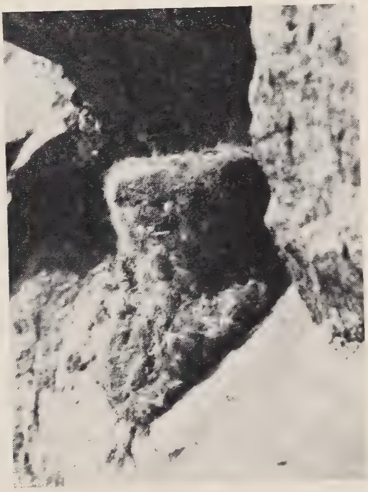


Abb. 16. Aufgesetztes Stütznest

Im Februar 1970 fand auch ich ein Nest, das Pearsons Vermutung stützt. Die Vögel hatten dieses Nest dreimal benutzt, 1969 mit einer Spätbrut im Februar, 1970 mit einer Frühbrut im November. Der einwöchige Nestling war gestorben und in der Nestmulde vertrocknet. 1971 wieder eine Spätbrut im Januar. Die Nestlingsmumie war nicht hinausgeworfen, sondern 2 cm hoch überbaut worden.

Revierverhalten

Außerhalb der Balz- und Brutperiode leben die Geschlechter getrennt. Dabei besetzen sie kleine Aktionsterritorien, die nur für kurze Dauer bestehen. Die Errichtung fester Territorien über mehr als Tagesdauer kann ich nur für die Zeit der Balz und Brut bestätigen. Es handelt sich also um Brutterritorien, deren Ort das ♀ mit der Wahl des Nistplatzes bestimmt, die aber auch von beiden Partnern gehalten und verteidigt werden. Dabei konnte ich keine getrennten Weibchen- und Männchenterritorien (Dorst 1962) beobachten.

Im Gegensatz zu den Kolibris des tropischen Tieflandes findet *Oreotrochilus* innerhalb eines Territoriums nicht genügend Nektarpflanzen. Die Gebiete der Nahrungssuche überschneiden sich zwangsläufig.

Die Entfernungen zwischen den beobachteten Nestern schwankten zwischen 15 und 200 m. Allgemein konnte ich feststellen, daß die Nestdistanzen kleiner wurden

1. bei Mangel an Nistgelegenheiten,
2. bei ausreichender Sichtdeckung zum Reviernachbarn, zum Beispiel durch Felsvorsprünge.

Dabei handelte es sich immer um eine Verkleinerung des Territoriums, nie aber um Ansätze zur Koloniebildung. Im Durchschnitt betrachteten die Vögel ein Terrain von zehn bis dreißig Meter Ausdehnung nach allen Seiten vor dem im Fels befindlichen Nest als festes Revier.

Während der Zeit des Nestbaus und der Brut übernachtet das ♂ in Nestnähe. Das ♀ schläft vor der Eiablage in dem schon fast fertiggestellten Nest.

Bei der Verteidigung des Reviers sind beide Partner gleichermaßen aktiv. Ihre Angriffe richten sich gegen beide Geschlechter der gleichen Art, wie auch gegen deren Nachwuchs. Dabei entwickelt das ♂ eine größere Aktivität und steckt die Grenzen weiter als das ♀. Auch Ammern und Finken, die in der Nähe nach Futter suchen, sind vor Scheinangriffen aus der Luft nicht sicher. Verirrt sich ein fremder Kolibri während der Abwesenheit des ♂ in unmittelbare Nestnähe, dann startet das ♀ seinen Angriff sofort vom Nest aus und verjagt ihn.

Wenn die flüggen Jungtiere ihr Nest verlassen, „nehmen" sie ihr Territorium an den jeweiligen Standort mit. Tragisch entwickelt sich die Situation sowohl für den flüggen Vogel wie auch für dessen Eltern, wenn dieser im Revier eines fremden Paares landet und sich dort niederläßt, um auf die Fütterung zu warten. In einer solchen Situation griff das ♂ als Revierinhaber das Jungtier sofort von hinten an. Es stand schwirrend über ihm, zeigte aber deutliche Angriffshemmungen. Dabei erschien der Vater des Jungen. Sofort startete das ♀ blitzartig vom Nest und trieb ihn in die Flucht. Bei seiner Rückkehr zum Nest entdeckte es das flügge Jungtier im Fels, flog es von hinten an und versuchte, es mit seinen Krallen von der Wand zu reißen, während das ♂ die zur Fütterung erscheinende Mutter attackierte und vertrieb. Dieses Beispiel mag verdeutlichen, daß sich die Bereitschaft zur Verteidigung des Territoriums, in dem sich das Nest befindet, am größten ist und sich mit der Entfernung des Reviers durch den sich ändernden Standort des Jungen erheblich abschwächt.

Brut

Mit dem Einsetzen der Regenzeit beginnt in der ersten Novemberhälfte die Brutsaison. Sie dauert bis Mitte März, wenn die letzten Jungtiere ausfliegen. Dann ist das Nektar- und Insektenangebot schon sehr reduziert. Eine genaue Bestimmung der Brutenzahl ist ohne Beringung nicht möglich, aber zwei Bruten pro Jahr scheinen normal zu sein.

Im Gegensatz zu einigen anderen Kolibriarten legt das ♀ fast immer nur ein Ei, sehr selten zwei. In zwei beobachteten Fällen eines Zweiergeleges war ein Ei unbefruchtet. Nie habe ich ein Nest mit zwei Jungen gefunden. 5 Eier, die ich gemessen hatte, variierten zwischen 15,7—16,8 mal 10,0—10,9 mm. Ähnliche Maße gibt Johnson (1965) an.

Die Brutdauer von *Oreotrochilus* beträgt 20—22 Tage. Während der ganzen Zeit brütet das ♀ allein; das ♂ hält sich bis auf die Nahrungsflüge im Territorium auf und bewacht dieses. Im Abstand von 60—90 Minuten verläßt das ♀ sein Nest, um selbst auf Nahrungssuche zu gehen. Nach 20—30 Minuten kehrt es zurück, ohne zunächst direkt das Nest anzufliegen. Es verharrt zuerst einige Meter davon entfernt, fliegt dann für wenige Sekunden an den Fels in Nestnähe und schließlich auf den Nestrand. Nach kurzem Hudern beginnt es zu brüten.

Die Fluchtdistanz des brütenden ♀ beträgt etwa 5—8 m, verringert sich aber häufig innerhalb weniger Stunden infolge Gewöhnung auf 2 m und weniger.

Nach dem Schlüpfen füttert das ♀ allein. In den ersten zwei Wochen wärmt es den Nestling noch nach jeder Fütterung, denn die Schattentemperaturen liegen oft unter + 20° C. Von der dritten Woche an befindet es sich auf ständiger Nahrungssuche und kehrt in ziemlich genauen Abständen von 30—40 Minuten zur Fütterung zurück.

Wenn das Junge die surrenden Flügelschläge der nahenden Mutter hört, stößt es feine Ziep-Laute aus und sperrt still bei ihrer Landung auf dem Nestrand. Das ♀ führt darauf seinen Schnabel zu einem Drittel in den Rachen des Nestlings ein (Abb. 17) und würgt in kurzen Abständen, im Durchschnitt zwei- bis dreimal, Nektar hervor. Nach kurzer Rast startet es wieder.

An dieser Stelle muß ich die Behauptung Poleys (1968 b) einschränken, wenn er schreibt: „Bei der Aufzucht der Jungen werden sogar ausschließlich Insekten verfüttert.“ Das trifft zumindest nicht für *Oreotrochilus estella* zu, denn die Kröpfe von 6 untersuchten Nestlingen waren stets prall mit flüssigem Nektar gefüllt. Insekten enthielten sie nur zufällig, wenn sie mit dem Nektar hineingelangt waren.

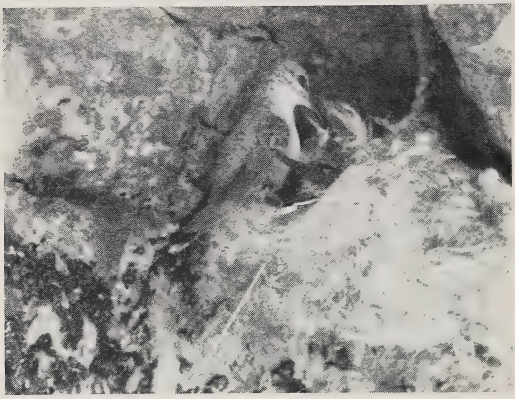


Abb. 17. Fütterung eines fast flüggen ♀. Links neben dem Nest getrockneter Kot.

In der dritten und vierten Woche wächst das Gefieder der Jungen besonders schnell (Abb. 18 und 19). Nach 30 bis 32 Tagen fliegen sie aus

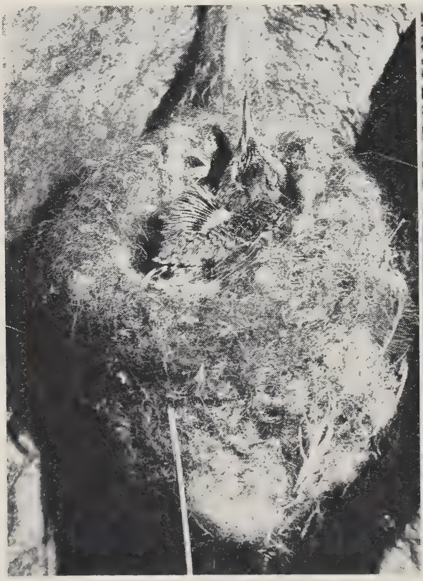


Abb. 18. Etwa drei Wochen alter Nestling

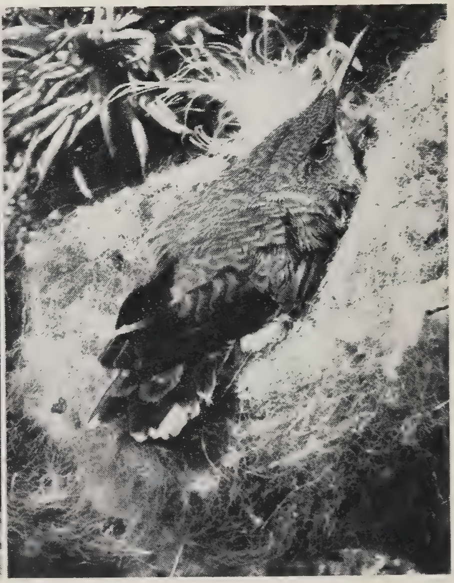


Abb. 19. Fast flügges ♀

und halten sich während des ersten Tages noch in der Nähe auf, kehren abends aber nicht in das Nest zurück. Das ausgeflogene Junge sitzt in den Felswänden oder auf den Ästen kleiner Sträucher und meldet seine Position mit hellen Ziep-Lauten, deren Frequenz sich steigert, wenn ein Elterntier oder auch ein fremder Kolibri vorbeifliegt.

Nur ein einziges Mal konnte ich beobachten, daß sich auch das ♂ an der Fütterung der ausgeflogenen Brut beteiligte. Abb. 20 zeigt den Augenblick, als es gerade zum Füttern vor dem sperrenden Jungen gelandet ist. Wegen eines technischen Versagens der Kamera konnte ich die folgenden Szenen nicht festhalten. Das ♂ fütterte sowohl aus der sitzenden Haltung, als auch aus dem Schwirrflug, über dem Jungen stehend. Meines Wissens ist dieses Verhalten bei *Oreotrochilus* noch nicht beobachtet worden.

Die Nachkommen der meisten geschlechtsdimorphen Vogelarten besitzen vor der ersten Mauser ein neutrales Jugendkleid, das oft dem Gefieder des ♀ ähnelt. Greenewalt (1964) schreibt dazu über Kolibris: „The young in most cases resemble the adult female, who is generally duller than her consort. The male does not acquire his resplendent iridescence until after his first molt, about a year after hatch."

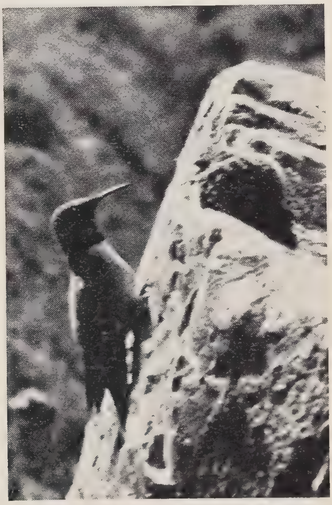


Abb. 20. ♂ vor dem sperrenden Jungtier

Die Jungen von *Oreotrochilus* besitzen schon vor der ersten Mauser ein Gefieder mit den ausgeprägten Merkmalen der geschlechtsdimorphen Eltern. Nur die Kehle des jungen ♂ glänzt noch nicht so strahlend wie die des erwachsenen (Abb. 21).

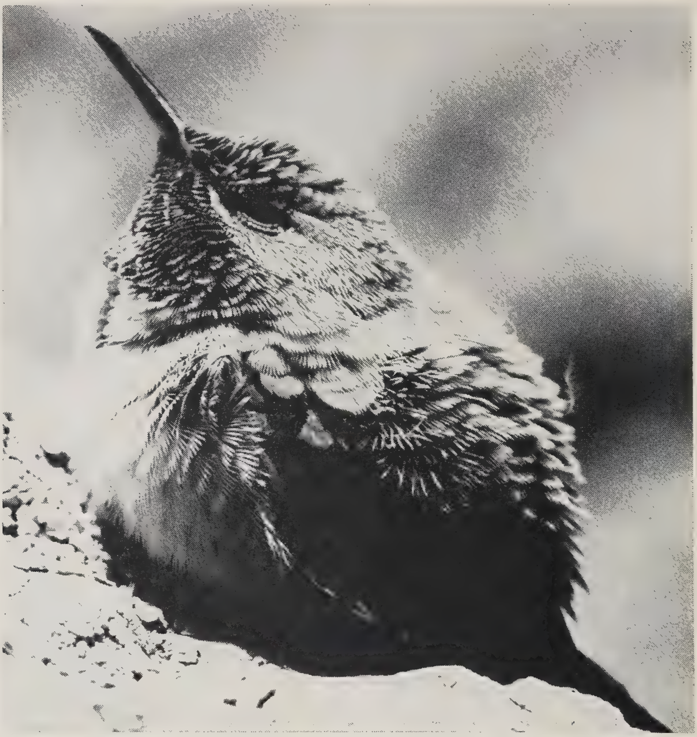


Abb. 21. Ausgeflogenes ♂ wartet auf die Fütterung

Haltung in Gefangenschaft

Zweimal hielt ich je ein Pärchen von *Oreotrochilus* in Gefangenschaft. Die 40×80×100 cm große Kleinvoliere war vorn und an den Seiten verglast und oben mit grobem Gardinenstoff abgedeckt. Als Sitzgelegenheit dienten kleine Äste, die in der hölzernen Rückwand steckten, der Boden war mit Moos ausgelegt. Hin und wieder konnten die Tiere frei im Zimmer umherfliegen. Sie hielten sich dann ständig in einem mit Orchideen und Bromelien besetzten Epiphytenbaum auf.

Als Tagfutter wählte ich das erste Mal eine Mischung nach Poley (1966), die auf die Möglichkeiten des örtlichen Angebots abgestimmt war. Das Nachtfutter, welches nur in den frühen Morgenstunden getrunken wurde, bestand aus Honigwasser mit Traubenzucker. Für die Insektennahrung konnte ich nur sehr unbefriedigenden Ersatz bieten, weil in der Höhe *Drosophila*- und ähnliche Kulturen nicht gedeihen, Stubenfliegen abgelehnt wurden und Mehlwürmer, Ameisenpuppen und dergleichen nicht existieren.

Beim zweiten Versuch bekamen die Tiere ein Tagfutter aus Kondenzmilch, Honig, Traubenzucker und „Gevral Proteina", einer peruanischen Rekonvaleszensnahrung, die folgende Stoffe enthält: Vitamine: A, B_1, B_2, B_6, B_{12}, C, D und E; weiter Verbindungen von Ca, Fe, P, Cu, Mg und Zn; außerdem Malzextrakt, Eiweiße und Fett. Da dieses Futter über Nacht bei 10° C noch nicht säuerte, reichte ich es auch als Nachtfutter.

Die Frischfänge fütterte ich anfangs, indem ich ihren Schnabel in den Saugstutzen des Futterröhrchens steckte, der mit einer farbigen Rosette markiert war. Sie tranken fast immer sofort und gewöhnten sich innerhalb eines Vormittags an die Benutzung der Futterröhrchen. Zum Abend nahmen die Kolibris ihre hängende Schlafhaltung an der hölzernen Rückwand ein, indem sie sich in die Unebenheiten und Ritzen der Bretter krallten.

Der erste Versuch endete nach sechs, der zweite nach fünf Wochen mit dem fast gleichzeitigen Exitus der Tiere. Sie starben in Schlafhaltung an der Wand oder auf einem Ast sitzend, den Schnabel steil nach oben, die Augen fast geschlossen und das Gefieder leicht gesträubt (siehe hierzu auch Poley 1966).

Es ist bekannt, daß Bergkolibris schwer zu halten sind. Weitere Versuche mit *Oreotrochilus* sind mir nicht bekannt. Die in der Literatur erwähnten anderen Bergarten leben alle in mittleren Höhen.

Eine Ursache für die mißlungene Haltung scheint die Zusammensetzung der Nahrung zu sein:

1. das Fehlen ausreichender Insektennahrung oder eines gleichwertigen Ersatzes,
2. das Unvermögen der Vögel, die verfütterten Kohlenhydrate ausreichend verdauen zu können. Der Kot gekäfigter Kolibris enthielt sehr viel mehr unverdauten Zucker als der freilebender Tiere.

Es scheint außerdem, daß Vögel des Altiplano ganz allgemein mehr unter Gefangenhaltung leiden als solche aus geringeren Höhen: Täubchen, Sittiche, Ammern und Finken, die frisch gefangen waren, steckten den Kopf unter das Gefieder und warteten geradezu, bis sie tot von der Stange fielen. Sie verweigerten in den durchschnittlichen zwölf Stunden, die sie meist überlebten, jede Nahrungsaufnahme, und es war offensichtlich, daß sie übermäßig unter der Käfigung litten. Wahrscheinlich hält sich auch *Oreotrochilus* in Gefangenschaft schlechter als Kolibris des Tieflandes.

Zusammenfassung

Die Hauptnahrung der Bergkolibris *Oreotrochilus estella* besteht aus Nektar, daneben werden Insekten gefangen. Während der kalten Wintermonate fliegen die Tiere 120 km weit, um in Höhen von 2400 m NN Blüten aufzusuchen. Sie kehren abends zurück.

Die Geschlechter übernachten getrennt in Felsspalten und Nischen. Schlafreviere oder -kolonien existieren nicht.

Die während der Schlafstarre gemessene Körpertemperatur lag etwa 3° C über der Lufttemperatur am Schlafplatz.

Die Felsen der Schlafplätze sind oft von Metalloxyden dunkel gefärbt. Tagsüber werden sie von der Sonne so stark aufgeheizt, daß während der Nacht an den Schlafstellen ein günstiges Mikroklima herrscht, das wesentlich wärmer als die Umgebung ist.

Bei Temperaturen zwischen −4 bis −7,5° C starben die Versuchstiere den Kältetod.

In der Balz kann man deutlich drei Phasen unterscheiden: die Balzjagd, die Imponierbalz und die Kopulationsbalz.

Das ♀ wählt den Nistplatz und baut das Nest. Dasselbe Nest kann für mehrere Bruten benutzt werden. Bei den Nestformen lassen sich drei Typen unterscheiden. Für längere Zeit existiert nur das Brutterritorium, das beide Geschlechter verteidigen. Die Gebiete für die Nahrungssuche überschneiden sich.

Mit der Regenzeit beginnt im November die Brutsaison, sie endet im März. Die Brutdauer beträgt 20—22 Tage, die Nestlingszeit 30—32 Tage. Das ♀ füttert in Abständen von 30—40 Minuten. Einmal wurde das ♂ bei der Fütterung beobachtet.

Die Nestlinge besitzen schon ein geschlechtsdimorphes Jugendkleid.

Die Haltung von *Oreotrochilus* in Gefangenschaft ist schwierig.

Summary

Contribution to the biology of the high altitude hummingbird *Oreotrochilus estella* in the Andes of Bolivia.

1. Extention, biotope and climate in the observation area of *Oreotrochilus estella*, 3.900 meters above sea-level on the Andean high tableland of Bolivia are described.
2. Their food consists mainly of nectar, insects are caught as well. During the cold winter months the birds fly daily 120 kilometers away, to a height of 2.400 meters above sealevel to search for blossoms. They return at night.
3. The sexes sleep in separate quarters between rocky crevices and niches. Sleeping territories or colonies are not apparent.
4. Body temperatures, measured during the nocturnal torpidity, are between 3° C above air temperature at the sleeping quarter.
5. The cliffs of the sleeping quarters are often dark colored by metaloxides. During the day they are heated up so much by the sun that there exists a microclimate in the niches during the night that is very much warmer than that of the surrounding area.
6. In the experiment the birds died at minus temperatures between 4 to 7,5° C.
7. In the mating season there are three clearly definable phases of courtship: rushing courtship, imposing courtship, copulation courtship.
8. The female chooses its nesting place and builds its nest. The same nest may be used for several hatches. Three types of nests can be defined.
9. For a prolonged period of time there exists only a breeding territory. Both sexes protect it. The areas of the search for food overlap.
10. With the rainy season in November, the breeding period begins, it ends in March. The incubation period takes from 20 to 22 days, the nestling time 30 to 32 days. The female feeds in intervals from 30 to 40 minutes. Once the male was observed feeding the young.
11. The plumage of the young does not differ from that of the parents.
12. Experience in the captivity of *Oreotrochilus* are given.

Literatur

Bond, J., u. R. Meyer de Schauensee (1942): The birds of Bolivia I. Proc. Acad. Nat. Sciences Philadelphia, Vol. XCIV, p. 307—391.

— (1943): The birds of Bolivia II. Proc. Acad. Nat. Sciences Philadelphia, Vol. XCV, p. 167—221.

Dorst, J. (1962): Nouvelles recherches biologiques sur les Trochilidés des hautes Andes péruviennes. Oiseau 32, p. 95—126.

Greenewalt, C. H. (1960): Hummingbirds. New York.

— (1964): The Hummingbirds. Song and garden birds of North America. Nat. Geogr. Soc., Washington, p. 54—71.

Johnson, A. W. (1965): The birds of Chile and the adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. Buenos Aires.

Meyer de Schauensee, R. (1964): The birds of Colombia and the adjacent areas of South and Central America. Narberth, Pensylvania.

Pearson, O. P. (1953): Use of caves by Hummingbirds and other species at high altitude in Peru. Condor 55, p. 17—20.

Poley, D. (1966): Beiträge zur Haltung von Kolibris. Zool. Garten (N. F.) 33, p. 1—19.

— (1968 a): Beitrag zum Balzverhalten der Kolibris. J. Orn. 109, p. 37—42.

— (1968 b): Experimentelle Untersuchungen zur Nahrungssuche und Nahrungsaufnahme der Kolibris. Bonner Zool. Beitr. 112, p. 111—156.

Smith, G. T. C. (1968): A high altitude Hummingbird on the Volcano Cotopaxi.

Wagner, H. O. (1954): Versuch zur Analyse der Kolibribalz. Z. Tierpsych. 11, p. 182—212.

Anschrift des Verfassers: Siegfried Langner, 332 Salzgitter 21, Triftweg 18

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn)

Das Kopfabwärtsklettern des Kleibers *(Sitta europaea)*

Von

HANNA-MARIA ZIPPELIUS

Schon HEINROTH (1926) stellte die Frage, ob der Kleiber beim Kopfabwärtsklettern hüpfe, d. h. beide Füsse gleichzeitig von der Unterlage abhöbe oder laufe, also ein Bein vor das andere setze. Da die Bewegungen des Kleibers beim Klettern sehr schnell ablaufen und im einzelnen nicht erkennbar sind, brachte erst die Einzelbildauswertung von Filmaufnahmen eine Klärung dieser Frage.

Von Baumläufern und Spechten wissen wir, daß sie sich beim Klettern mit dem Schwanz abstützen und mit den mehr oder weniger parallel gestellten Füßen, die gleichzeitig von der Unterlage abgehoben werden, regelrecht an einem Baumstamm hochhüpfen. Mit einer solchen Klettertechnik können sie naturgemäß nur aufwärtsklettern. Nur selten ist ein Specht zu beobachten, der sich ein kleines Stück am Stamm abwärts bewegt, dabei hüpft er — in der gleichen Stellung wie beim Aufwärtsklettern — mit dem Schwanz voran seitlich rückwärts. Im Gegensatz zu den Baumläufern und Spechten benützt der Kleiber seinen Schwanz nicht beim Klettern, das bedeutet aber auch, daß er nicht beide Füße gleichzeitig von der Unterlage abheben kann, sondern sich stets mit einem Bein festhalten muß, um nicht abzustürzen. Der Kleiber läuft regelrecht am Stamm hoch, er kann dabei senkrecht nach oben laufen oder — was häufiger zu beobachten ist — schräg aufwärts. Diese Klettertechnik ermöglicht es ihm aber auch in gleicher Weise abwärts zu klettern, d. h. mit dem Kopf voraus abwärts zu laufen. Ehe er dabei einen Fuß von der Unterlage abhebt, verankert er den anderen fest in der Rinde des Baumstammes (Abb. 1—11). Sein Fuß mit den auffallend kräftigen Zehen und langen Krallen ist hierzu besonders geeignet. Während der Kleiber ein Bein von der Unterlage löst, drückt er häufig den Körper stärker gegen die Rinde des Stammes und spreizt die Flügel etwas seitlich ab (Abb. 8).

Auch beim Abwärtsklettern vermag der Kleiber gerade am Stamm herunterzulaufen.

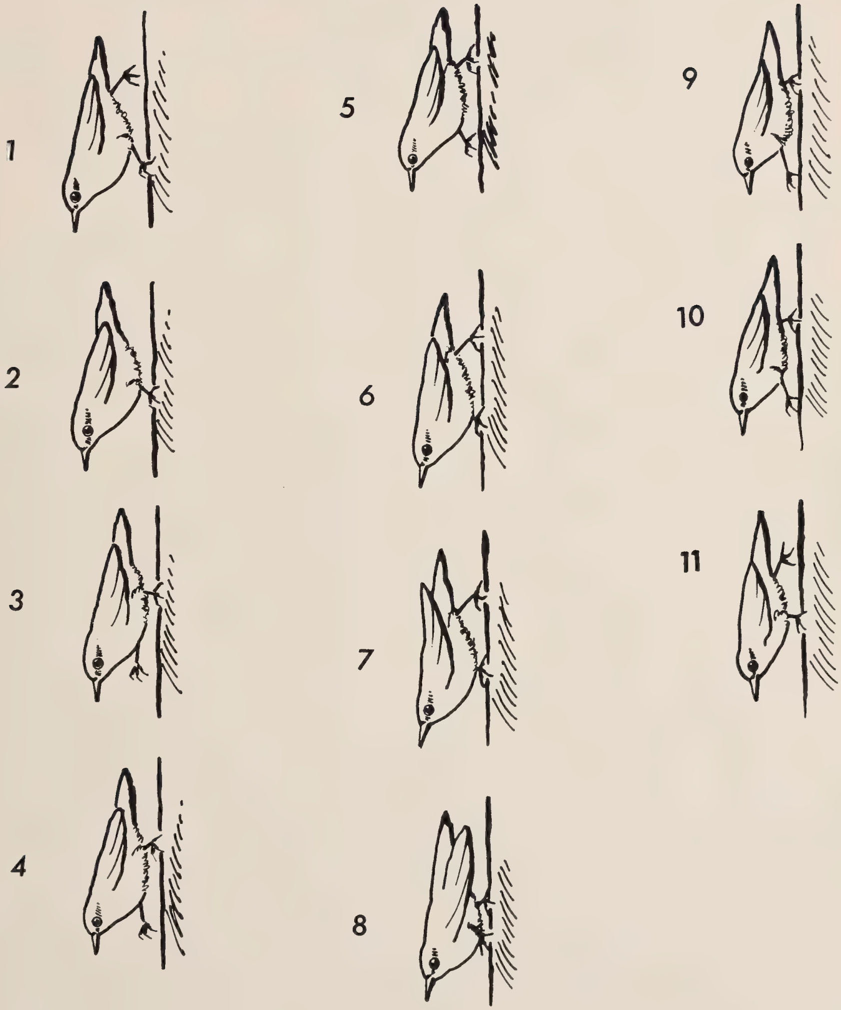


Abb. 1—11. Das Kopfabwärtsklettern des Kleibers. Die einzelnen Abb. sind Bildfolgen aus einem 16 mm-Film, die mit dem Film-Analyser der Fa. Lytax (Hamburg) gezeichnet worden sind. Die Zeitintervalle der aufeinanderfolgenden Bilder sind unterschiedlich. Aufgenommen mit einer Bolex-H 16 im Rahmen eines Filmes zur Brutbiologie des Kleibers im Freiland in Kommern/Eifel.

Literatur

Heinroth, O. und M. (1926): Die Vögel Mitteleuropas. — Bermühler Berlin.

Löhrl, H. (1957): Der Kleiber. — Die Neue Brehm Bücherei, Wittenberg.
— (1958): Das Verhalten des Kleibers *(Sitta europaea caesia* Wolf) — Z. Tierpsych. 15: 191—252.

Anschrift der Verfasserin: Prof. Dr. Hanna-Maria Zippelius, 5351 Kommern, Zingsheimer Tal 9.

Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia) [1]

VON

HANS SCHNEIDER

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Einleitung

Durch neuere Untersuchungen sind die Paarungsrufe vieler einheimischer Froschlurche bereits gut bekannt. 1966 ermittelte ich den Grundaufbau der Paarungsrufe von 7 Arten, die zu den Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae und Hylidae gehören. Bald zeigte sich auch, daß mehrere Parameter der Paarungsrufe sich unter dem Einfluß der Temperatur und der Tiergröße ändern. Diese Beobachtung führte zu einer Reihe von Arbeiten, die darauf abzielten, die Variabilität der Paarungsrufe in Abhängigkeit von diesen beiden Einflußgrößen zu ermitteln. Umfassende Ergebnisse liegen nunmehr für den Laubfrosch (Schneider 1967), die Rot- und Gelbbauchunke (Lörcher 1969), die Geburtshelferkröte (Heinzmann 1970), die Kreuz- und Wechselkröte (Lörcher und Schneider, in Druck) und die zwei *Discoglossus*-Arten (Weber, in Druck) vor.

Das Wissen über die Paarungsrufe der Vertreter der Familie Ranidae ist dagegen noch sehr lückenhaft. Lediglich der Paarungsruf des Wasserfrosches ist analysiert und der Einfluß der Temperatur und Tiergröße bekannt (Wahl 1969). Einige Angaben über den Paarungsruf des Springfrosches machten kürzlich Geisselmann, Flindt und Hemmer (1971). 1969 beschäftigte sich auch Günther mit den Paarungsrufen des Wasser-, See-, Moor- und Grasfrosches. Der Autor macht jedoch keine Angaben über den Paarungsruf des Springfrosches, den Frequenzaufbau der Rufe der untersuchten Arten und gibt nur für den Grasfrosch an, bei welcher Temperatur die Aufnahme gemacht wurde. Die vorliegende Untersuchung soll daher unser Wissen über den Aufbau der Paarungsrufe der einheimischen Ranidae erweitern.

Material und Methode

Die Paarungsrufe wurden mit einem NAGRA III und einem Beyer Mikrophon M 101 N bei einer Bandgeschwindigkeit von 19 cm/s auf Tonband aufgenommen. Die Oszillogramme fertigte ich mit einem Tektronix-Oszillographen 502 A und einer

---

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Recordine-Kamera, die Sonagramme mit einem Kay Electric Sonagraphen 7029 A an. Die Paarungsrufe des Gras-, Moor- und Springfrosches nahm ich im Freiland auf, die Rufe des Seefrosches wurden im Labor aufgenommen.

Die Paarungsrufe

Rana dalmatina Bonaparte — Springfrosch

Aufnahmen bei Graz (Österreich) am 7. April 1971 zwischen 14 und 16 Uhr. Wassertemperatur 18° C, Lufttemperatur 20° C.

Die Springfrösche suchen während der Fortpflanzungszeit kleine, pflanzenreiche Tümpel auf und bleiben nur wenige Tage dort. Die Männchen zeigen in den Gewässern nur geringe Ruf- und Bewegungsaktivität. Sie rufen vornehmlich tagsüber, wenn die Wassertemperatur infolge der Sonneneinstrahlung hoch ist. Die untere Rufschwelle liegt bei 12—13° C Wassertemperatur.

Springfrösche geben ihre Paarungsrufe stets als Rufserien ab (Abb. 1 a). Die Rufe sind durch Intervalle klar voneinander abgesetzt. Zu Beginn einer Serie sind sie leise. Ihre Lautstärke nimmt bei den nachfolgenden Rufen bis zu einem Maximalwert zu, der gewöhnlich bis zum Ende einer Serie beibehalten wird. Zwischen die Rufserien schalten die Springfrösche zumeist Pausen von mehreren Minuten ein. Nicht selten tauchen die Frösche während einer Rufserie unter Wasser und rufen dort weiter.

Jeder Ruf besteht aus Impulsen. Im Verlauf eines Rufes nimmt ihre Amplitude zuerst langsam, dann sehr schnell zu. Die Impulse mit der größten Amplitude befinden sich daher stets am Ende eines Rufes. Im Anfangsteil der Rufe sind die Impulse meist deutlich voneinander getrennt. Am Rufende dauern sie länger, so daß sie unmittelbar aneinander anschließen. Die Zahl der Impulse pro Ruf liegt bei der Mehrzahl der Rufe zwischen 10 und 15. Da die überwiegende Zahl der Serien Rufe dieses Aufbaus enthält, nenne ich sie normale Rufe. Tab. 1 enthält die Ergebnisse der ausgewerte-

Tabelle 1: Die aus den Rufserien ermittelten Meßdaten

Tierart	Zahl der Rufserien	Mittlere Dauer der Serien (ms)	Rufe/Serie	Mittlere Rufdauer (ms)	Mittlere Intervalldauer (ms)
Rana dalmatina	8	2 292±438	12,6±2,6	25,7± 2,9	21,9± 2,3
Rana a. arvalis	9	3 043±741	11,6±3,5	90,4±12,5	186,6±49,6
Rana r. ridibunda 19° C	7	826±255	5,7±1,3	69,4± 8,7	82,4±17,9
Rana ridibunda 26° C	7	640±147	6,6±1,4	62,4±12,2	37,6± 5,7

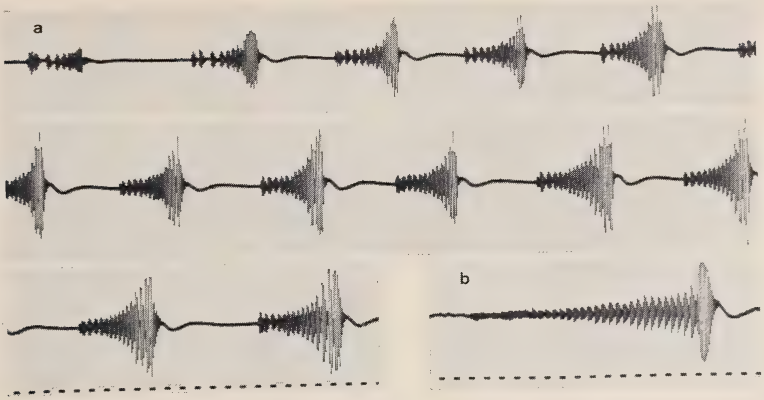


Abb. 1 a—b. *R. dalmatina:* Rufserie aus 13 normalen Rufen (a) und besonders langer Ruf aus einer anderen Serie des gleichen Tieres (b). Zeitmarke 50 Hz.

ten Serien. Neben solchen Rufserien mit normalen Rufen geben Springfrösche auch andere ab, bei denen die Rufe sehr verschiedenartig sind. Besonders lange Rufe mit klarer Gliederung in Impulse und andere, die einen harmonischen Anteil mit hohen Frequenzen enthalten, der deshalb pfiffartig klingt, und normale Rufe sind am Aufbau solcher Serien beteiligt. In anderen Rufserien sind die Rufe sehr lang, da sie etwa doppelt soviele Impulse enthalten wie die normalen Rufe. Die Amplitude der Impulse steigt ganz allmählich an, und fast immer ist nur der letzte Impuls sehr laut (Abb. 1 b). Wie Abb. 2 a zeigt, entfällt die Schallenergie auf den Bereich von 300—500 Hz.

Bei der Beschreibung des Springfrosch-Paarungsrufes sprechen Geisselmann, Flindt und Hemmer (1971) von Rufen und Ruffolgen, aber auch von Einzelrufen und von Lauten als Einheiten der Ruffolgen. Diese verschiedenen, nicht konsequent angewandten Termini gestatten keinen Vergleich mit den vorliegenden Ergebnissen.

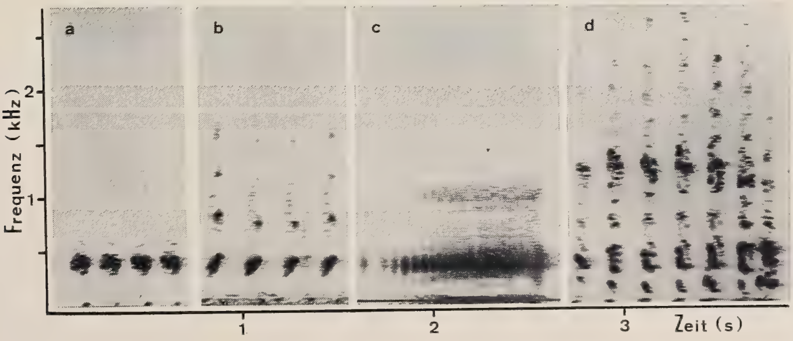


Abb. 2 a—d. Frequenzspektrogramme von Rufen des Springfrosches (a), Moorfrosches (b), Grasfrosches (c) und Seefrosches (d).

Rana arvalis arvalis Nilsson — Moorfrosch

Aufnahmen bei Delle (Frankreich) am 7. April 1965 zwischen 24 und 1 Uhr. Wassertemperatur 8° C, Lufttemperatur 9° C.

Moorfrösche halten sich beim Rufen in der flachen Uferregion kleiner, sumpfiger Gewässer auf. In unmittelbarer Nähe (bis 1 m) klingen die Paarungsrufe wie ein Bellen, aus größerer Entfernung (10—15 m) sind sie Geräuschen täuschend ähnlich, die beim Entweichen von Luft aus einer unter Wasser gehaltenen Flasche entstehen, wie das Neubaur (1949) treffend beschrieben hat.

Die Moorfrösche geben ihre Paarungsrufe als Rufserien ab. (Abb. 3). Die Rufe bestehen aus zwei gut unterscheidbaren Anteilen: Der erste Abschnitt ist aus 5—12 Impulsen aufgebaut, deren Amplitude von Impuls zu Impuls ansteigt, insgesamt aber nur eine mäßige Höhe erreicht. Unmittelbar an das Ende des ersten Abschnittes schließt der zweite an, der etwa die Länge des ersten hat, stets lauter als dieser und auffällig amplitudenmoduliert ist. Er enthält harmonische Anteile, die im Frequenzspektrogramm gut wahrnehmbar sind. Der überwiegende Teil der Schallenergie richtet sich auch bei den Rufen dieser Art auf den Frequenzbereich von 300—500 Hz (Abb. 2 b). Die Resultate der Messungen sind in Tab. 1 aufgeführt.

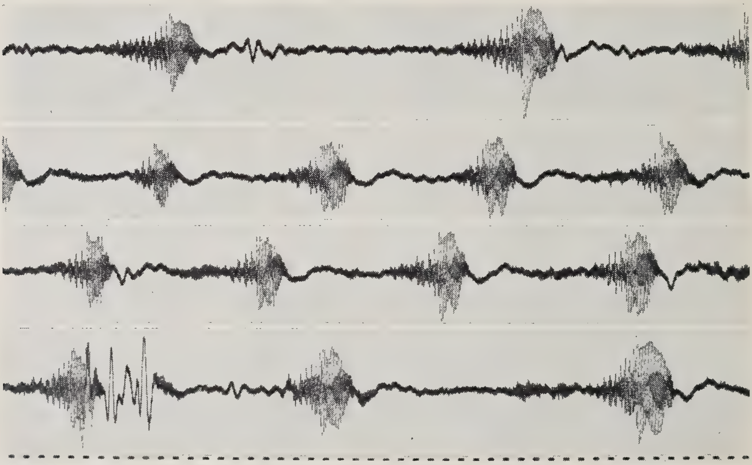


Abb. 3. Rufserie eines Moorfrosches. Zeitmarke 50 Hz. Auf den drittletzten Ruf folgt eine Störung, ausgelöst durch ein Geräusch.

Rana temporaria temporaria L. — Grasfrosch

Aufnahmen bei Tübingen im März und April 1965—1969 zu verschiedenen Tageszeiten. Wassertemperaturen zwischen 4 und 14,5° C, Lufttemperaturen zwischen 4 und 22° C.

Die Grasfrösche laichen alljährlich sehr zeitig; bereits Anfang März sind sie in den Gewässern. Dort halten sie sich unmittelbar am Ufer auf oder auch an anderen Stellen mit reichem Pflanzenwuchs und schwimmen während des Rufens zumeist umher. Zum Laichen versammeln sich die Pärchen häufig an einer besonders flachen Stelle, wo sich das Wasser stärker erwärmt. Infolge der frühen Fortpflanzungsperiode ist die Wassertemperatur der Laichgewässer in den meisten Jahren gering. Die untere Rufschwelle liegt bei den Grasfröschen sehr niedrig. Ich hörte Grasfrösche bei einer Wassertemperatur von 4° C rufen. Damit haben die Grasfrösche die niedrigste untere Rufschwelle der einheimischen Froschlurche.

Die registrierten Rufe haben eine Dauer von 450—2280 ms. Die Paarungsrufe sind aus Impulsen aufgebaut, die zwischen 18,8 und 24,0 ms dauern (Abb. 4). Jeder Ruf beginnt mit sehr leisen Impulsen, deren Amplitude sich nur wenig über die Grundlinie erhebt. Bei den nachfolgenden Impulsen nimmt die Amplitude fortlaufend zu und erreicht einen Maximalwert, der erst bei den letzten Impulsen wieder abnimmt. Der Paarungsruf des Grasfrosches ist nicht sehr lautstark und klingt wie ein leises Murren. Da die Intervalle zwischen den Impulsen verhältnismäßig lang sind, sind die Impulse deutlich voneinander abgesetzt und deshalb auch mit dem Ohr gut wahrzunehmen.

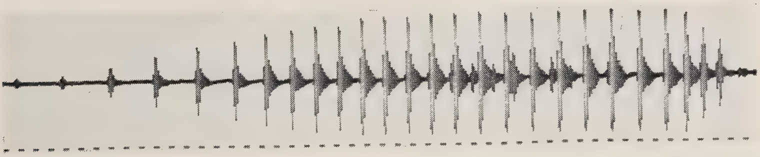


Abb. 4. Paarungsruf eines Grasfrosches. Wassertemperatur 13° C. Zeitmarke 50 Hz.

Im Verlauf der Jahre, während der ich die Beobachtungen machte, herrschten unterschiedliche und z. T. für die Jahreszeit überraschend hohe Wassertemperaturen. Daher ist es möglich, den Einfluß der Wassertemperatur auf den Paarungsruf des Grasfrosches zu ermitteln.

Unter dem Einfluß steigender Wassertemperatur ist eine auffällige Abnahme der Rufdauer gemäß einem linearen Modell festzustellen (Abb. 5). Die mittlere Dauer der Impulse ändert sich im geprüften Temperaturbereich nicht (Abb. 6), dagegen zeigen die Intervalle bei steigender Wassertemperatur eine auffällige Verkürzung (Abb. 7), der sich eine lineare Regression zugrunde legen läßt. Besser angepaßt ist zwar ein Modell, das sich auf eine Gleichung dritten Grades stützt ($y = 11{,}53 + 12{,}52x - 1{,}82x^2 + 0{,}07x^3$), doch liegt diese leicht s-förmige Kurve ganz im Vertrauensbereich der linearen Regressionslinie. Sehr wahrscheinlich hat die Linearitätsstörung ihre Ursache im Fehlen von Daten bei 5 und 10—12° C und ist daher

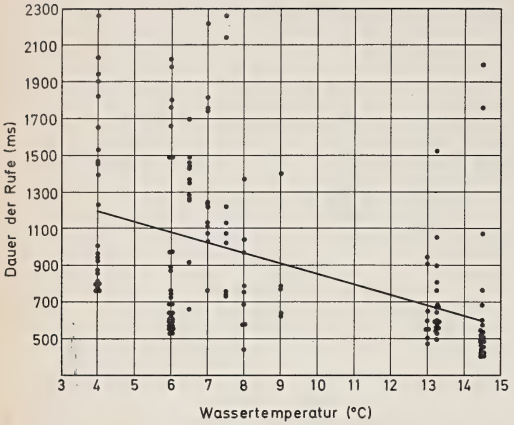


Abb. 5

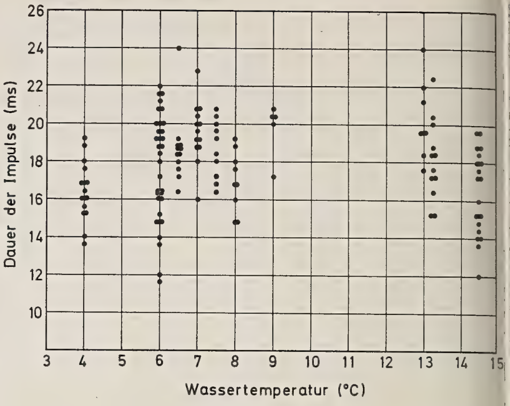


Abb. 6

Abb. 7

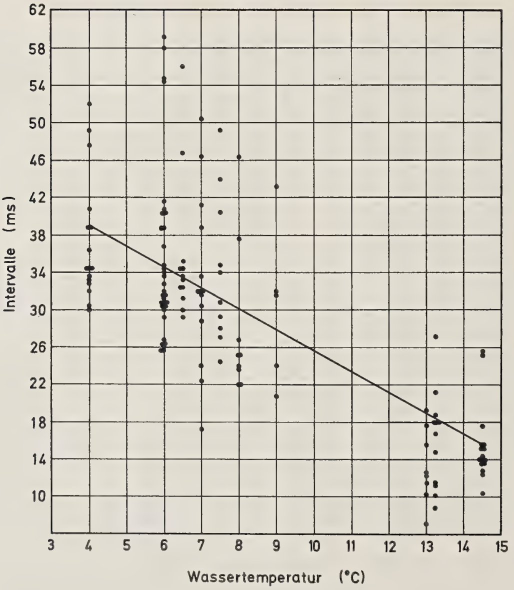


Abb. 7. *R. t. temporaria.* Der Einfluß der Temperatur auf die Dauer der Rufe (Abb. 5), Impulse (Abb. 6) und Intervalle (Abb. 7).

Tabelle 2: *Rana t. temporaria:* Die Ergebnisse der statistischen Berechnungen

Variable (y)	n	Regressionsgleichung	Prüfung der Regression (F-Test)
Rufdauer	150	$\hat{Y} = 1\,427{,}29 - 53{,}89\,x$	$32{,}07^{+++}$
Dauer der Impulse	152	— — —	— — —
Intervalle	134	$\hat{Y} = 48{,}03 - 2{,}23\,x$	$139{,}98^{+++}$

sicherlich zu vernachlässigen. Die Ergebnisse der statistischen Berechnungen enthält Tab. 2. Zur Berechnung der Impuls- und Intervalldauer maß ich den 11. bis 15. Impuls und die entsprechenden Intervalle der registrierten Rufe aus und bildete einen Mittelwert. Das Frequenzspektrum der Rufe ist sehr breit (Abb. 2 c) mit dem Schwergewicht bei 300-500 Hz.

Rana ridibunda ridibunda Pallas — Seefrosch[1])

Aufnahmen im Labor bei Wassertemperaturen von 19 und 26° C.

Seefrösche geben ihre Paarungsrufe ebenfalls als Rufserien ab (Abb. 8). Die Zahl der Rufe pro Serie ist nicht hoch, doch wiederholen die Frösche diese bei hoher Rufaktivität in rascher Folge. Innerhalb einer Serie sind die Rufe bereits zu Beginn recht laut. Ihre Intensität steigert sich rasch auf den Maximalwert und bleibt gewöhnlich bis zum Ende auf annähernd gleicher Höhe.

Auch die Rufe zeigen einen typischen Verlauf der Amplitude. Sie steigt im Anfangsteil sehr regelmäßig an und erreicht etwa in der Mitte der Rufe den höchsten Wert. Der Abfall in der zweiten Hälfte erfolgt rasch und stets recht unregelmäßig. Die sieben bei 19° C registrierten Rufserien haben eine mittlere Dauer von 826 ms und bestehen aus 4—7 Rufen. Die sieben bei 26° C abgegebenen Rufserien bauen sich aus 5—9 Rufen auf, dauern allerdings nur 640 ms im Mittel. Dieser auffallende Unterschied der

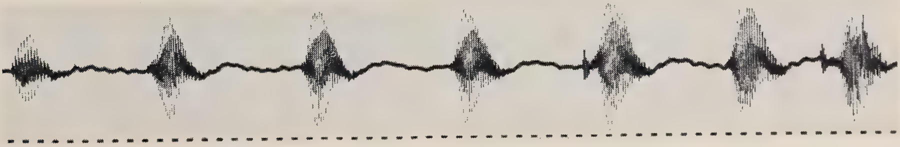


Abb. 8. Rufserie eines Seefrosches.

---

[1]) Die Tonbandaufnahmen stellte mir freundlicherweise Herr Dr. Klaus Lörcher, Pädagogische Hochschule Weingarten, zur Verfügung, wofür ich herzlich danke.

mittleren Dauer der bei 19° und 26° C abgegebenen Rufserien weist darauf hin, daß auch beim Seefrosch ein Einfluß der Wassertemperatur auf den Paarungsruf gegeben ist und zu einer Verkürzung führt, wenn die Wassertemperatur ansteigt. Tab. 1 gibt Aufschluß über die ermittelten Meßdaten.

Das Frequenzspektrum weist im Vergleich zu dem der anderen Arten deutlich Unterschiede auf (Abb. 2 d). Ein großer Teil der Schallenergie konzentriert sich zwar auch auf den Bereich von 300-500 Hz, doch sind auch harmonische Anteile vorhanden.

Diskussion

Aus dem Vergleich der Paarungsrufe der heimischen Raniden unter Einschluß des von Wahl (1969) untersuchten Wasserfrosches lassen sich einige bemerkenswerte Resultate ableiten. Moor-, Spring-, Wasser- und Seefrösche geben ihre Paarungsrufe als Rufserien ab, die bei den ersten drei Arten lang, bei den Seefröschen relativ kurz sind. Moorfrösche schalten zwischen die Rufe einer Serie recht lange Intervalle ein, so daß die Folge verhältnismäßig langsam ist. Bei den Serien der Spring- und Seefrösche sind sie merklich kürzer, und völlig unbedeutend sind sie bei den Rufserien der Wasserfrösche, ja vielfach fehlen sie dort ganz, so daß die Serien sehr einheitliche akustische Signale bilden (Wahl 1969, Abb. 6).

Die Paarungsrufe der Grasfrösche unterscheiden sich erheblich von denen der genannten Arten. Sie bestehen aus kurzen, in gleichförmiger Folge abgegebenen Knallimpulsen, die durch Intervalle voneinander abgsetzt sind. Die Intervalle sind so lang, daß das menschliche Ohr jeden Impuls gut wahrnimmt, andererseits ist die Impulsfrequenz so hoch, daß das menschliche Gehör solche Impulsfolgen auch als zusammenhängende Signale (Rufe) registriert.

Wie die Oszillogramme und Sonagramme zeigen, sind die Paarungsrufe des Spring- und Moorfrosches einander sehr ähnlich. Da bei den Rufen des Springfrosches die Schallenergie fast vollständig auf den Bereich von 300-500 Hz entfällt, klingen sie sehr tief und einförmig. Die in den Rufen der Moorfrösche enthaltenen höheren Frequenzen sind deutlich wahrnehmbar und bewirken vornehmlich den für uns wahrnehmbaren Unterschied zu den Rufen der Springfrösche. Auch bei den Paarungsrufen des Gras- und Seefrosches ist der Frequenzbereich von 300-500 Hz mit viel Energie besetzt, beim Wasserfrosch der Bereich zwischen 1 000 und 2 000 Hz (Wahl 1969).

Steigt die Wassertemperatur an, verkürzen sich bei den Rufen der Grasfrösche die Intervalle zwischen den Impulsen beträchtlich. Bei einem Temperaturanstieg von 4 auf 14° C gehen sie auf die Hälfte zurück. Wegen der Länge der Intervalle sind aber trotz der starken Verkürzung auch bei hoher Temperatur die Impulse noch deutlich voneinander abgesetzt, so daß sich bei dieser Froschart über die Temperaturspanne von 10° C sicher feststellen läßt, daß sich die Dauer der Impulse unter dem Einfluß der Temperatur nicht ändert. Somit arbeitet das bei der Schallerzeugung schwingende System nach gleichbleibendem Prinzip. Aus dieser Feststellung ergeben sich allgemeinere Schlußfolgerungen über die Art der Schallproduktion bei Froschlurchen.

Auch bei anderen Arten sind die Paarungsrufe aus Impulsen aufgebaut, doch ist die Wiederholungsrate so hoch, daß nicht ohne weiteres ersichtlich ist, ob sich die Impulse bei steigender Temperatur verändern oder nicht. Nach Lörcher und Schneider bleibt bei den Paarungsrufen der Kreuzkröte die Dauer der Impulse von der Wassertemperatur unbeeinflußt. Unter deren Einfluß verkürzen sich nur die Intervalle, die ab 15° C Wassertemperatur zunehmend gegen Null gehen, so daß sich die Impulse ineinander schieben. Bei den Laubfrosch-Paarungsrufen klingen die Impulse nur bei Temperaturen nahe der unteren Rufschwelle (8—12° C) vollständig aus, während sie bei höheren Temperaturen ebenfalls ineinander übergehen (Schneider 1967, Abb. 10). Die so entstehende Verkürzung der Impulse ist daher nur sekundär, da sie auf eine Unterbrechung der Ausschwingphase zurückgeht und nicht auf eine stärkere Dämpfung als Folge zunehmender Temperatur. Somit läßt sich auch für den Paarungsruf der Kreuzkröte und des Laubfrosches sagen, daß innerhalb des Rufbereiches Temperaturänderungen den Schwingungsverlauf des schwingenden Systems, das die Impulse hervorbringt, nicht ändern. Diese Aussage läßt sich allerdings auf den Paarungsruf der Wechselkröte nicht ausdehnen. Bei ansteigender Temperatur verändern sich sowohl die Impulse als auch die Intervalle. Die Impulse stellen bei der Wechselkröte Klänge dar.

Nach dem Studium der Stimmbandschwingungen beim Wasserfrosch nimmt Paulsen (1965, 1970) an, daß sich bei der Phonation die Stimmbänder mit den verdickten Rändern in der Mitte des Kehlkopfes aneinander legen und die Glottis verschließen. Bei bestimmtem Druck der aus den Lungen zum Mundraum strömenden Luft werden sie aufgesprengt, wodurch es zu einer schnell abklingenden Schwingung bei gleichzeitigem Absinken des Anblasdruckes kommt. Danach wiederholt sich der Vorgang. Ausgehend von dem beim Wasserfrosch beobachteten Schwingungsverlauf der Stimmbänder läßt sich aufgrund der konstanten Dauer der Impulse bei den Paarungsrufen von Grasfrosch, Laubfrosch und Kreuzkröte vermuten, daß die Stimmbänder bei diesen Arten genau so arbeiten wie beim Wasserfrosch und die Schwingungsphase bei jeder Art konstant ist. Möglicherweise ist der Grundvorgang der Phonation bei allen Froschlurchen, deren Rufe aus Knallimpulsen bestehen, gleich.

Beim Seefrosch kommen neben dem Paarungsruf noch andere Rufe vor, die Günther (1969) ebenfalls als Paarungsrufe bezeichnete. Sie zeigen größte Übereinstimmung mit Rufen, die Wahl (1969) auch beim Wasserfrosch nachgewiesen und als Revierrufe 1 und 2 gekennzeichnet hat. Diese bei See- und Wasserfrosch übereinstimmend aufgebauten Rufe sprechen für eine nahe Verwandtschaft der beiden Froschlurche. Die Paarungsrufe sind dagegen sehr verschieden. Dies bedarf der Berücksichtigung bei der derzeit im Gang befindlichen lebhaften Diskussion über die systematische Stellung des Wasserfrosches.

Die Rufaktivität ist bei den *Rana*-Arten sehr verschieden. See- und Wasserfrosch haben alljährlich lange Rufperioden und zeigen während der Fortpflanzungszeit hohe Rufaktivität. Da die Paarungsrufe sehr laut sind, stellen sie ein auffälliges Merkmal dieser Froschlurche dar. Bei Moor- und Grasfrosch ist die akustische Aktivität geringer, da die Rufperioden kurz und die Rufe nicht sehr laut sind. Am unauffälligsten ist das Rufen beim Springfrosch. Es kommen jeweils nur wenige Tiere für wenige Tage zur Fortpflanzung in die Gewässer, wo sie ihre überaus leisen Paarungsrufe nur sehr sporadisch abgeben.

Zusammenfassung

Die Paarungsrufe des Spring-, Moor- und Seefrosches bestehen aus Serien von 5—15 Rufen, die aus Impulsen aufgebaut sind. Die Rufe des Spring- und Moorfrosches sind einander sehr ähnlich. Die Paarungsrufe des Grasfrosches dauern zwischen 450 und 2 280 ms und sind besonders durch die niedrige Impulsfrequenz ausgezeichnet. Zwischen 4 und 14,5° C verkürzen sich bei steigender Temperatur die Intervalle zwischen den Impulsen um ca. 50 %, die Impulse dagegen nicht. Aus der gleichbleibenden Dauer der Impulse ergeben sich Rückschlüsse auf die Arbeitsweise des Kehlkopfes. Bei den Rufen des Springfrosches ist die Schallenergie auf den Bereich von 300—500 Hz gerichtet, bei Moor-, Gras- und Seefrosch entfällt der überwiegende Teil der Energie auch auf diesen Frequenzbereich, daneben aber noch auf höhere Frequenzen.

Summary

Each mating call of *Rana dalmatina, Rana a. arvalis,* and *Rana r. ridibunda* consists of a series of 5—15 calls made up of pulses. The calls of *R. dalmatina* and *R. a. arvalis* are very similar. The duration of the mating calls of R. t. temporaria varies between 450 and 2 280 ms and these calls are especially characterized by a low pulse frequency. Within the temperature range of 4—14.5° C, the duration of the intervals between the pulses decreases by about 50 % with an increase in temperature. The pulse duration is not affected by temperature. From this finding, conclusions as to the mechanism of sound production may be drawn. The mating calls of *R. dalmatina* have frequencies from 300—500 Hz. The mating calls of *R. a. arvalis, R. t. temporaria,* and *R. r. ridibunda* have mainly the same frequencies, but also have higher ones to a varying degree.

Literatur

Günther, R. (1969): Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung Rana (Amphibia). Forma et Functio 1, 263 bis 284.

Geisselmann, B., Flindt, R., und H. Hemmer (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte. Zool. Jb. Syst. 98, 521—568.

Heinzmann, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (Laur.). Oecologia (Berl.) 5, 19—55.

Lörcher, K. (1969): Vergleichende bioakustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.) Oecologia (Berl.) 3, 84—124.

Lörcher, K., und H. Schneider (1973): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Kreuzkröte, *Bufo calamita* (Laur.), und der Wechselkröte, *Bufo v. viridis* (Laur.). Z. Tierpsychol., in Druck.

Neubaur, F. (1949): Die Stimmen der einheimischen Froschlurche. Beitr. Naturkde. Niedersachsens 3, 10—16.

Paulsen, K. (1965): Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Froschkehlkopfes (mit besonderer Berücksichtigung der Stimmbildung). Z. wiss. Zool. 172, 1—16.
— (1970): Stimmbildung in der aufsteigenden Wirbeltierreihe. Begleitveröffentlichung Wiss. Film C 937, Göttingen.

Schneider, H. (1966): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 57, 119—136.
— (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches *Hyla arborea arborea* (L.). Z. vergl. Physiol. 57, 174—189.

Wahl, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). Oecologia (Berl.) 3, 14—55.

Weber, E.: Bio-akustische Studien an *Discoglossus pictus* Otth und *Discoglossus sardus* Tschudi. In Druck.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. H. Schneider, Zoologisches Institut, 53 Bonn 1, Poppelsdorfer Schloß

Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstituts
und Museums A. Koenig in Bonn

Das Wasserspucken der Arten der Gattung *Colisa* (Pisces: Anabantidae) [1]

Von

JÖRG VIERKE

Inhalt

Seite

I. Einleitung ... 64
  a) Vorbemerkung und Zielsetzung ... 64
  b) Danksagungen ... 64

II. Material und Methode ... 65
  a) Untersuchungsmaterial ... 65
  b) Haltung der Fische ... 66
  c) Beobachtungsmethoden ... 66
  d) Definitionen ... 67

III. Beutespucken der *Colisa*-Arten ... 68
  a) Ergebnisse der Filmauswertung ... 68
    Spuckakt ... 68
    Spuckfrequenz ... 71
    Treffsicherheit ... 71
    Maximale Spuckhöhe ... 72
    Winkel ... 72
    Abhängigkeit vom Alter der Fische ... 76
    Heterosis bei den Hybriden ... 77
  b) Zusammenwirken verschiedener Ereignisse beim Spuckakt ... 78
  c) Analyse der auslösenden Faktoren ... 82
    1. Versuche ... 82

---

[1] Gekürzte Fassung einer Dissertation der Math.-Nat. Fakultät der Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn D 5.

Seite

2. Auslösende Faktoren 88
    Abhängigkeit von der Fluchtstimmung 88
    Abhängigkeit vom Hunger 88
    Individuelle Unterschiede 89
    Anfangsreibung 89
    Ermüdungseffekte 90
    Schlüsselreiz 91
    Erfahrung 91

IV. Andere Formen des Wasserspuckens bei *Colisa*-Arten 92
  a) Brutpflegespucken bei *Colisa chuna* 92
  b) Wasserspucken beim Schaumerzeugen 97

V. Diskussion zur Evolution des Wasserspuckens bei den Arten der Gattung *Colisa* 98

Zusammenfassung 102

Summary 102

Literatur 103

Nachtrag 104

I. Einleitung

a) *Vorbemerkung und Zielsetzung*

Im Herbst 1968 beobachtete ich bei einem ♂ des Zwergfadenfisches (*Colisa lalia,* Fam. Anabantidae), daß es mit Wassertropfen nach Beuteobjekten im Luftraum spuckte, die Tiere (Mückenlarven, Tubifex) auf diese Weise ins Wasser schwemmte und dann fraß. Ich hielt dieses Verhalten, das sehr stark an das Futterschießen des nicht mit *Colisa lalia* verwandten Schützenfisches *Toxotes jaculatrix* (Fam. Toxotidae) erinnerte, zunächst für eine individuelle Eigenart dieses Tieres. Diese Annahme beruhte u. a. auf der Tatsache, daß die Zwergfadenfische seit fast 70 Jahren zu den häufigsten Aquarienfischen gehören. Bis zu diesem Zeitpunkt jedoch war weder in der Fach- noch in der mir zugänglichen Liebhaberliteratur von wasserspuckenden *Colisa lalia* berichtet worden. Auch in der sehr ausführlichen, 500 Seiten starken Arbeit von Forselius (1957), die sich vorwiegend mit dem Verhalten von *Colisa lalia* beschäftigt, wird das Wasserspucken nicht erwähnt. Inzwischen kann ich zeigen, daß außer *Colisa lalia* noch einige andere, nahe verwandte Arten zum Beutespucken befähigt sind und das unter bestimmten Bedingungen auch regelmäßig tun. Daneben gibt es bei den Arten der Gattung *Colisa* auch einige andere Formen des Wasserspuckens, auf die später eingegangen wird.

In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, bei welchen Anabantiden Wasserspucken auftritt, welche biologische Bedeutung es hat, welche Leistungen dabei erbracht werden, wie der Spuckerfolg gesichert und wie das Spucken ausgelöst wird. Auch die Frage der Mechanik des Wasserspuckens soll angesprochen werden. Weiterhin sollen Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen dem Wasserspucken der einzelnen Fadenfischarten dargestellt werden. Zum Schluß wird eine Hypothese aufgestellt, die das Entstehen des Spuckverhaltens bei den Anabantiden erklären könnte.

b) *Danksagungen*

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. Günther Niethammer für die Vergabe des Themas dieser Dissertation, für seine vielfältige Unterstützung und sein stetes Interesse am Fortgang dieser Arbeit. Herrn Professor Dr. Wohlfarth-Bottermann danke ich dafür, daß er mir die Arbeit am Lytax Analyser im Institut für Cytologie ermöglicht hat, die für meine Filmauswertung von großer Bedeutung war. Großen Dank für wichtige Hinweise schulde ich auch Frau Professor Dr. Zippelius und Herrn Dr. Rheinwald, dessen Hinweise vor allem für die Aufarbeitung des statistischen Materials wertvoll waren.

II. Material und Methode

a) Untersuchungsmaterial

Neben Angehörigen der Gattung *Colisa* hielt ich auch andere, nahe verwandte Arten, um Hinweise für die Gründe des Auftretens oder Nichtauftretens des Wasserspuckens zu erhalten. Ebenfalls zu Vergleichszwecken hielt ich verschiedene nicht verwandte Arten: Schützenfische der Arten *Toxotes jaculatrix* (3) und *T. chatareus* (1), sowie Arten aus den Familien Cichlidae und Poeciliidae.

Die Fische kamen zum überwiegenden Teil aus Zoohandlungen. Es handelte sich dabei größtenteils um Nachzuchttiere, bei den Arten *Belontia hasselti, Sphaerichthys osphromenoides, Toxotes jaculatrix* und *T. chatareus* um Importtiere aus den Herkunftsländern. Bei den Nachzuchttieren, speziell bei den *Colisa*-Arten, wurde Wert darauf gelegt, verschiedene Zuchtstämme einer Art zu erhalten. Genaue Angaben über die Zahl der gehaltenen Exemplare können bei einigen Arten nicht gegeben werden. Das gilt für die Arten, die ich selbst nachgezüchtet habe und von denen ich daher zeitweilig mehrere hundert Jungfische hatte. Aus räumlichen Gründen konnten jedoch nie mehr als etwa 15 voll ausgewachsene Exemplare einer Art gehalten werden. In Tab. 1 habe ich nur Arten der Familie Anabantidae aufgenommen, die mehr als drei Monate unter ständiger Beobachtung gehalten wurden. Die Arten der Gattungen *Colisa, Trichogaster, Belontia* und *Toxotes* habe ich 2 bis 4 Jahre ständig beobachtet.

Tabelle 1: Aufstellung der untersuchten Fische aus der Familie Anabantidae
+ Wasserspucken beobachtet — Wasserspucken nicht beobachtet

Unterfamilie	Gattung	Art	Anzahl	Spucken
Macropodinae	*Macropodus*	*opercularis*	2	—
		cupanus	3	—
	Belontia	*hasselti*	3	—
Sphaerichthyinae	*Sphaerichthys*	*osphromenoides*	3	—
Ctenopinae	*Trichopsis*	*pumilus*	viele	—
	Betta	*splendens*	viele	—
Osphroneminae	*Colisa*	*chuna*	viele	+
		fasciata	viele	+
		lalia	viele	+
		fasciata × *lalia*	viele	+
	Trichogaster	*leeri*	5	—
		trichopterus	5	+

Es gelang mir zweimal, *Colisa fasciata* ♀ mit *C. lalia* ♂ zu verpaaren. Ich konnte die hieraus hervorgegangenen Hybriden aufziehen und untersuchen (Vierke 1972). Die Fische entwickelten sich alle zu phänotypischen ♂, erwiesen sich aber als steril. Auch diese Tiere wurden im Hinblick auf ihr Spuckverhalten gründlich untersucht. Abb. 1 zeigt einen dieser Hybriden.

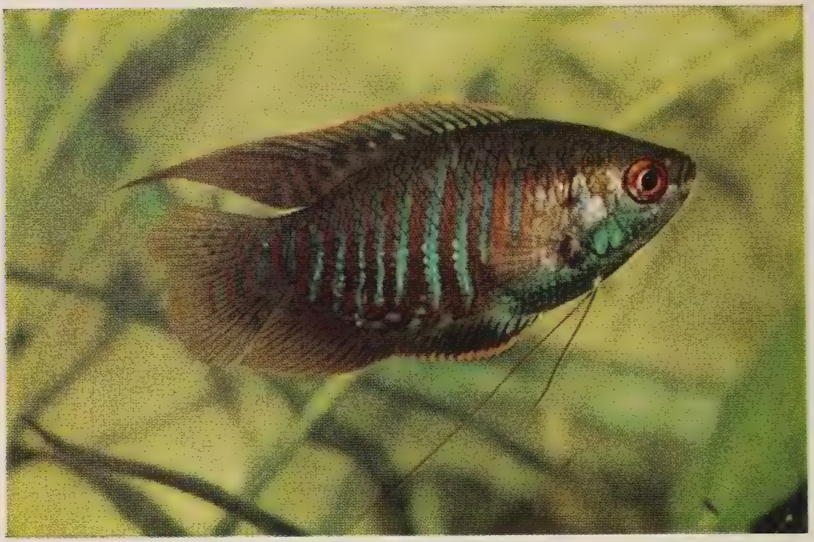


Abb. 1. *Colisa fasciata* × *lalia* — Hybride in Prachtfärbung. Photo: J. Vierke (Mit freundlicher Genehmigung des Kosmos-Verlages aus „aquarien magazin" 1972, Heft 4).

b) Haltung der Fische

Folgende Aquarien standen mir zur Verfügung: Jeweils eines mit den Maßen (in cm) 120 × 50 × 40, 80 × 40 × 35, 50 × 28 × 25, 40 × 25 × 20, zwei Aquarien 100 × 50 × 25, sowie acht Becken mit den Ausmaßen 44 × 24 × 24 und zehn Becken 38 × 20 × 18. Die Schützenfische und die *Trichogaster*-Arten konnten für längere Zeit nur in den größeren Aquarien gehalten werden. Die Arten der Gattung *Colisa* wurden sowohl in den großen als auch in den kleinen Becken gehalten.

Die Behälter hatten einen Sandboden und waren zum größten Teil relativ dicht bepflanzt. Abgesehen vom größten Aquarium (120 × 50 × 40), in dem sich u. a. der 12 cm große *Toxotes chatareus* befand, wurden die Aquarien weder belüftet noch gefiltert. Das war nicht nötig, weil sie mit Rücksicht auf das zeitweilige Territorialverhalten der Fische nur mit relativ wenigen Tieren besetzt waren. Zudem veratmen die Anabantiden wegen ihres akzessorischen Atemorgans auch zusätzlich atmosphärische Luft. Alle Behälter waren mit elektrischen Regelheizern ausgerüstet, die — von Ausnahmen abgesehen — die Wassertemperatur konstant auf 26° C hielten. Die Aquarien wurden täglich 14 bis 15 Stunden beleuchtet. Als Wasser wurde normales Leitungswasser benutzt, dessen Gesamthärte zwischen 15° und 18° dGH schwankte.

Die Fische wurden vorwiegend mit Trockenfutter, Kleinkrebsen, Tubifex und verschiedenen Mückenlarven gefüttert, die Schützenfische zusätzlich auch mit kleinen Fleisch- und Fischstückchen.

c) Beobachtungsmethoden

Für genaue Analysen des Spuckvorganges waren Filmaufnahmen notwendig. Ich machte die Aufnahmen zunächst mit meiner Super 8-Filmkamera (Porst reflex Z, 18 Bilder/sec), später mit einer 16 mm Filmkamera (Paillard Bolex, Aufnahmen mit 24, 36 und 48 Bildern/sec), die mir freundlicherweise vom Museum Alexander Koenig, Bonn, zur Verfügung gestellt wurde. Ich stellte von spuckenden Fischen insgesamt 110 m Super-8-Film und 150 m 16-mm-Film her. Zur Auswertung wurde außerdem ein 21 m langer 16-mm-Film des Instituts für den wissenschaftlichen Film, Göttingen, hinzugezogen (Colisa lalia [Anabantidae], Beutespucken. E 1674). Dieser Film wurde im Auftrag von Dr. Lüling und mir von einem meiner Zwergfadenfische hergestellt.

Ich erhielt für meine Filmauswertung insgesamt 236 Spuckakte von *Colisa* — Arten. Auf die einzelnen Arten verteilen sie sich folgendermaßen: *C. lalia* 49, *C. fasciata* 125, *C. chuna* 25, *C. fasciata* x *lalia* 37. Zu Vergleichszwecken filmte ich außerdem das Beutespucken von *Toxotes chatareus* auf 16 mm-Film.

Die Auswertung der Super 8 Filme erfolgte mit meinem Einzelbildbetrachter (Hähnel Vb 200), die Auswertung der 16 mm-Filme mit dem Lytax Analyser im Institut für Cytologie, Bonn. Ich stellte von einer Vielzahl der Einzelbilder umrißgetreue Zeichnungen her, die als Grundlage für die weitere Auswertung dienten.

Neben der Filmauswertung wurden auch Experimente angestellt, um z. B. die Ermüdung der Spuckbereitschaft oder die Abhängigkeit des Wasserspuckens von verschiedenen Faktoren festzustellen. Die Voraussetzungen für die verschiedenen Versuche und die dabei angewandten Methoden waren recht unterschiedlich. Daher halte ich es für angebracht, darauf erst bei der Besprechung der einzelnen Versuche einzugehen.

d) Definitionen

In der Arbeit kommen einige Begriffe und Abkürzungen vor, die hier erläutert werden sollen.

Einzelspucker — ein Spucktropfen, der durch Zusammenpressen der Kiemendeckel aus dem Maul herausgepreßt wird

Spuckakt — eine Salve, die sich aus 1 bis 13 schnell aufeinanderfolgenden Einzelspuckern zusammensetzt

Spuckfrequenz — Anzahl der Einzelspucker in der Sekunde

Spuckhöhe — die größte Höhe über der Wasseroberfläche, die ein Einzelspucker erreicht

ES — Einzelspucker
MW — Mittelwert
n — Anzahl
s — Standardabweichung
sec — Sekunde
chi^2 — Prüfgröße des chi^2-Testes
t — Prüfgröße des Student-Testes

Die ethologischen Termini sollen hier nicht näher erläutert werden. Ich benutze sie weitmöglichst im Sinne von Lamprecht (1971). Abkürzungen, die in den Abbildungen vorkommen, sind dort erklärt.

III. Beutespucken der Colisa-Arten

Die *Colisa*-Arten können Beutetiere oder Futterteilchen, die wenige Zentimeter über der Wasserfläche sind, gezielt mit Wassertropfen anspukken und ins Wasser schwemmen (Beutespucken). Diese Form des Wasserspuckens war bei vertrauten Fischen unter bestimmten Voraussetzungen leicht durch Vorhalten einer Beute oder einer Beuteattrappe auszulösen. Es war bei ihnen wesentlich leichter auszulösen als bei meinen Schützenfischen.

Ich konnte diese Art des Beuteerwerbs bei allen drei von mir untersuchten Arten der Gattung *Colisa (C. lalia, C. chuna, C. fasciata)* und bei *Trichogaster trichopterus* beobachten und, abgesehen von *T. trichopterus*, auch filmen. Das Beutespucken trat sowohl bei ♂ als auch bei ♀ auf. Im Spuckverhalten der Geschlechter konnten keine Unterschiede festgestellt werden. Die intensiv von mir beobachteten *C. fasciata* (4 ♂, 5 ♀) waren ohne Ausnahme Beutespucker. Von den 16 *C. lalia* (10 ♂, 6 ♀), die ich ununterbrochen über einen längeren Zeitraum beobachten konnte, trat das Beutespucken bei 12 Tieren (9 ♂, 3 ♀) auf.

Der Begriff „Fadenfisch" wird im Deutschen nicht immer einheitlich verwendet. Oft werden darunter die Arten der beiden verwandten Gattungen *Colisa* und *Trichogaster* zusammengefaßt. Ich möchte darunter im folgenden nur die Arten der Gattung *Colisa* verstehen. Zum Spuckverhalten von *Trichogaster trichopterus* läßt sich trotz des nur geringen Beobachtungsmaterials sagen, daß es sich — wenn überhaupt — nur unwesentlich von dem der *Colisa*-Arten unterscheidet. Auf einige Gemeinsamkeiten werde ich im folgenden hinweisen.

a). Ergebnisse der Filmauswertung

Spuckakt. Wenn ein Fadenfisch auf eine Überwasserbeute aufmerksam geworden ist, schwimmt er meist zunächst an die Wasserfläche und nähert sich dem Objekt, wobei er oftmals mit der Maulspitze ununterbrochen Kontakt mit der Wasserfläche hält. Das Spucken findet immer direkt an der Wasseroberfläche statt, wobei die Maulöffnung meist mit der Wasserfläche in Kontakt ist oder etwas aus dem Wasser herausragt Der Kopf wird beim Wasserspucken jedoch nie weiter als bis zum vorderen Augenrand aus dem Wasser herausgesteckt.

Es werden normalerweise während eines Spuckaktes, der nur höchstens zwei Sekunden dauert, mehrere schnell aufeinanderfolgende Spucktropfen abgegeben, die im folgenden ES (Einzelspucker) genannt werden sollen. Die Anzahl der ermittelten ES pro Spuckakt, die zwischen 1 und 13 schwankt, ist der Tabelle 2 zu entnehmen. Die ES folgen in Bruchteilen von Sekunden aufeinander. Dennoch sind selten mehr als 1 oder 2 zur

Tabelle 2: Die Anzahl der Einzelspucker pro Spuckakt

Zahl der ES	Zahl der ES pro Spuckakt (Beutespucken) in %		
	C. lalia	*C. fasciata*	*C. fasciata* × *lalia*
1	8	20	—
2	17	20	17
3	20	22	—
4	8	19	—
5	14	9	28
6	5	3	17
7	11	3	15
8	14	3	7
9	—	1	7
10	3	—	—
11	—	—	3
12	—	—	3
13	—	—	3
14	—	—	—
Gesamtzahl der Spuckakte:	36 (= 100 %)	88 (= 100 %)	29 (= 100 %)

gleichen Zeit zu sehen, da sie wegen der geringen Höhe, die sie erreichen, sehr schnell wieder ins Wasser zurückfallen.

Die Auswertung der Filme ergab, daß das Wasser für die ES durch die Kiemenöffnungen aufgenommen wird. Das wird durch Aufnahmen bewiesen, bei denen zu sehen ist, daß der Fisch sein Maul während eines aus mehreren ES bestehenden Spuckaktes ununterbrochen aus dem Wasser gesteckt hat. Für jeden ES muß neues Wasser aufgenommen werden. Dabei werden die Kiemendeckel weit abgespreizt (Abb. 2 a). Wenn der Fisch sie dann kräftig zusammenpreßt, wird das Wasser aus der geöffneten Maulöffnung und aus den Kiemenöffnungen wieder herausgedrückt (Abb. 2 b). Es ist nicht genau festzustellen, wie groß der Anteil des Wassers ist, der wieder aus den Kiemenöffnungen herausgepreßt wird. Sicherlich ist es wesentlich weniger als die Menge des aus dem Maul herausgedrückten Wassers, da es gegen den Druck des umgebenden Wassers ausgepreßt werden muß. Dagegen hat das aus der Maulöffnung kommende Wasser keinen entsprechenden Widerstand zu überwinden. Infolge der Düsenwirkung des Mauls werden die ES als Strahl ausgepreßt, nehmen aber als Folge der Kohäsion nach kurzer Zeit Tropfenform an. Die mehr oder weniger kugelförmigen Tropfen sind auf vielen Einzelbildern der Filme deutlich abgebildet. Das gilt auch für Filme, deren Einzelbilder mit $^1/_{30}$ sec aufgenommen wurden und bei denen eigentlich mit Bewegungsunschärfe gerechnet werden müßte. Da die Tropfen sich am Gipfel ihrer Flugbahn relativ langsam bewegen, treten dort keine Unschärfen auf. Das trifft besonders für nahezu senkrecht abgegebene Spucktropfen zu. Aus solchen Abbildungen läßt sich relativ einfach das Volumen eines ES ermitteln. Es liegt für ein 5 cm großes *C. lalia* ♂ bei 0,15 cm^3.

Die von mir beobachteten Spuckakte der *Trichogaster trichopterus* glichen prinzipiell in jeder Hinsicht den eben beschriebenen. Auch sie bestanden aus bis zu 10 ES, die in Abständen von ungefähr $^1/_4$ sec aufeinanderfolgten. Auch in der Spuckmechanik besteht kein Unterschied zu den Arten der Gattung *Colisa.*

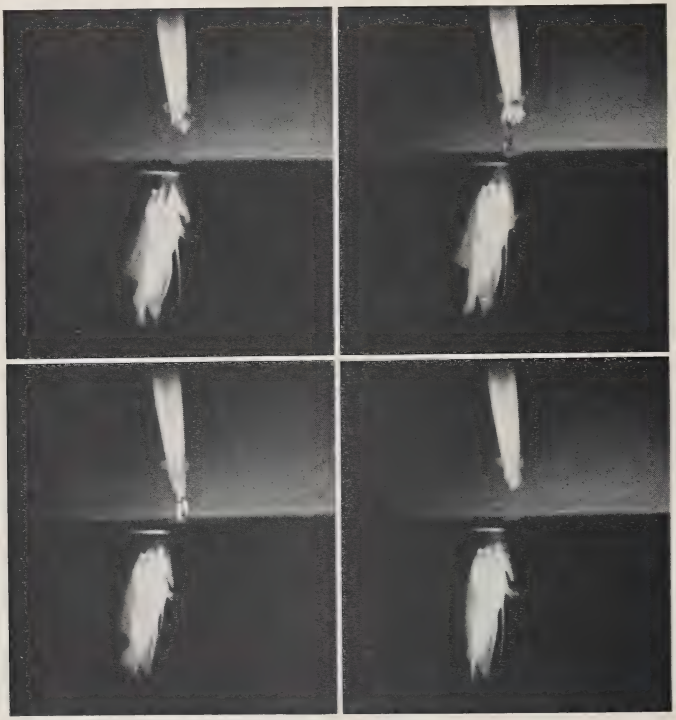


Abb. 2. Wasserspuckendes *C. lalia* ♂. Abstand von Bild zu Bild $^1/_{20}$ sec. (Die Bilder stammen aus einem Film des „Institut für den wissenschaftlichen Film".)

a) Ansaugen des Wassers durch die Kiemenöffnungen durch Abspreizen der Kiemendeckel

b) Auspressen des Spuckwassers (ES) durch Zusammenpressen der Kiemendeckel

c) Der Tropfen hat getroffen und fällt ins Wasser zurück

d) Durch Abspreizen der Kiemendeckel wird erneut Wasser für den nächsten ES angesogen

Spuckfrequenz. Genaue Angaben über die Schnelligkeit, mit der die ES eines Spuckaktes aufeinanderfolgen, also zur Spuckfrequenz (ES/sec), werden nur durch die Einzelbildauswertung der Filmaufnahmen möglich. Dabei hat sich gezeigt, daß es eine Beziehung zwischen der Spuckfrequenz und der Art sowie dem Alter des Fisches gibt (Abb. 3). In geringem Maße hängt die Spuckfrequenz auch von der Stimmung des Fisches ab. Bei der Beurteilung der Graphik ist zu beachten, daß die eingetragenen Werte Mittelwerte sind. Die einzelnen Linienzüge der verschiedenen Arten sind folgendermaßen gegeneinander gesichert: *Colisa chuna* gegen *C. fasciata* $P < 0{,}001$ (bei $n = 40$, $chi^2 = 255$), gegen *C. lalia* $P < 0{,}001$ (bei $n = 40$, $chi^2 = 646$). *C. fasciata* gegen *C. lalia* ist gesichert mit $P < 0{,}001$ (bei $n = 56$, $chi^2 = 247$). *C. lalia* ist gegen den Hybriden *C. fasciata* x *lalia* ebenfalls mit $P < 0{,}001$ gesichert (bei $n = 41$, $chi^2 = 93{,}11$). Dagegen läßt sich die Spuckfrequenz von *C. fasciata* gegen den Hybriden im gleichen Alter nicht sichern. — Es gibt demnach artbedingte Unterschiede in der Spuckfrequenz.

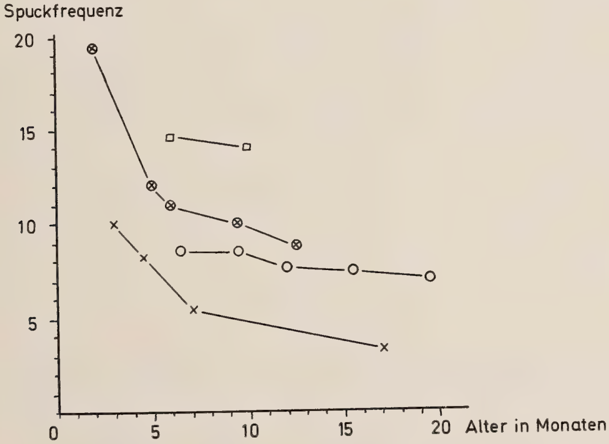


Abb. 3. Abhängigkeit der mittleren Spuckfrequenz (ES/sec) von Alter und Art der Fische. Bedeutung der Symbole: Kreuz = *Colisa lalia*, Kreis = *C. fasciata*, Kreuz-Kreis = *C. fasciata* × *lalia*, Quadrat = *C. chuna*.

Treffsicherheit. Zur Beurteilung der Effektivität des Beutespukkens sind Angaben zur Treffsicherheit der Fische erforderlich. Die diesbezüglichen Angaben können nur als Anhaltspunkte gelten, da die Versuchsbedingungen aus verschiedenen Gründen nicht genormt werden konnten. So mußte z. B. *C. fasciata,* um ihr Spuckverhalten überhaupt auslösen zu können, die Beute von vornherein 1—2 cm niedriger angeboten werden als den wesentlich spuckwilligeren Hybriden. Trotz dieser Einschränkungen gibt die Tab. 3 Hinweise auf die Spuckerfolge der Tiere. In dieser Tabelle sind nur solche Spuckakte zusammengestellt, die bei der Filmanalyse im Hinblick auf die Treffsicherheit ausgewertet werden konnten. Es zeigt sich, daß die Fische in etwa der Hälfte der Spuckakte von vornherein nicht treffen konnten, da entweder kein erreichbares Ziel vorhanden war oder, noch häufiger, weil ihre Spuckkraft so gering war, daß die Tropfen das Ziel nicht erreichen konnten. In den Fällen, in denen Treffer möglich waren, haben die *C. lalia* meistens, *C. fasciata* und die Bastarde immerhin in etwa der Hälfte der Fälle ihr Ziel erreicht.

Tabelle 3: Die Treff-Erfolge einiger Arten der Gattung *Colisa* (nach Filmaufnahmen)

	Anzahl der Spuckakte		
	C. lalia	*C. fasciata*	*C. fasciata* × *lalia*
Treffer unmöglich			
a) kein Ziel oder Ziel war zu hoch	12	21	4
b) zu geringe Spuck-Kraft	20	34	1
Treffer möglich			
a) Fehlschuß	5	32	16
b) Treffer	12	31	18
Summe	49	118	39

Maximale Spuckhöhe. Von großer Bedeutung für die Effektivität des Beutespuckens ist neben der Treffgenauigkeit die Weite bzw. die Höhe, die die ES erreichen. Ein Wert, der relativ leicht zu ermitteln ist, ist die maximale Spuckhöhe, die von einem Exemplar oder von einer Art erreicht wurde. Meine *C. lalia* erreichten dabei Werte zwischen 4 und 4,5 cm ($n = 6$, $chi^2 = 4{,}17$, $s = 0{,}207$), die *C. fasciata* zwischen 4 und 5 cm ($n = 6$, $chi^2 = 4{,}5$ $s = 0{,}447$), *C. chuna* etwa 3,5 cm und die Hybriden *C. fasciata* x *lalia* erreichten sogar Werte zwischen 5 und 7,8 cm ($n = 6$, $chi^2 = 6{,}12$, $s = 1{,}013$). Besonders auffallend sind dabei die Werte für die Hybriden, die weit über denen der Ausgangsarten liegen. Die Sicherung der Maximal-Spuckhöhe der Hybriden beträgt gegenüber den *C. fasciata* $0{,}001 < P < 0{,}01$, gegenüber *C. lalia* $P < 0{,}001$.

Winkel. Die Filmaufnahmen ermöglichten es, einige Winkel auszumessen (vgl. hierzu Abb. 4). Der Winkel α ist dabei von besonderer Bedeutung. Er ist der Winkel zwischen der Längsachse des Fisches und der Richtung, in die der Tropfen abgeschossen wird. Leider ist dieser Winkel außerordentlich schwierig zu vermessen. Voraussetzung ist, daß der spuckende Fisch möglichst genau von der Seite gefilmt wurde, so daß seine Körperlängsachse mit der Bildebene zusammenfällt. Schon eine kleine Abweichung hiervon führt zu perspektivischen Verzerrungen, die eine genaue Ausmessung des Winkels verhindern. Zudem beschreibt die Flugbahn des Tropfens eine Wurfparabel, so daß eine genaue Ausmessung des Winkels α bei sehr flachen und zugleich nur mit geringer Kraft ausgestoßenen Spucktropfen unmöglich wird.

Der Winkel α ist infolge der Maulmorphologie der Fische bei kräftigem Spucken weitgehend konstant. Er liegt bei den *Colisa*-Arten um 160°. Wenn ein Fisch seine Spuckrichtung ändern will, kann er es nur durch eine Lageänderung seines Körpers erreichen. Das geschieht, indem er sich der Beute nähert oder sich von ihr entfernt oder indem er seine Körperachse steiler oder flacher stellt. Ein Maß für die Steilstellung der Körperachse ist der Winkel β . Wird er während eines Spuckaktes verändert, erhalten die ES dieses Spuckaktes jeweils eine etwas andere Flugrichtung. Auf diese Weise wird die Trefferwahrscheinlichkeit nach dem „Maschinengewehrprinzip" ganz wesentlich erhöht. Die Analyse der gefilmten Spuckakte ergab, daß die *Colisa*-Arten in 50 % der Fälle ihre Körperstellung während eines Spuckaktes deutlich verändern, in fast allen Fällen durch Stei-

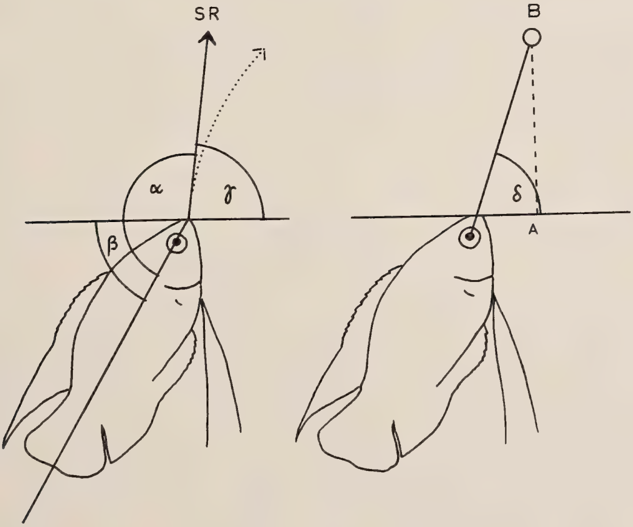


Abb. 4. Die Lage einiger Winkel beim Wasserspucken der *Colisa*-Arten. B: Beuteobjekt, SR: Spuckrichtung, gepunktete Linie: Flugbahn des Tropfens. Weiteres im Text.

lerstellen (Tab. 4). Es fällt dabei auf, daß *C. fasciata* besonders selten seine Körperachse veränderte, *C. lalia* dagegen oft. Das Verhalten der Hybriden war intermediär.

Als weiterer Winkel wurde der Winkel γ ermittelt, der ein Maß dafür darstellt, wie steil die Tropfen abgespuckt werden. Ein Ausmessen dieses Winkels erscheint nur dann sinnvoll, wenn der Fisch ihn auch wirklich frei wählen kann. Das ist nur dann der Fall, wenn ihm die Beute direkt von oben angeboten wird, so daß der Fisch auch die Möglichkeit hat, sie zu unterschwimmen. Unter diesen Versuchsbedingungen zeigte sich, daß Winkel zwischen 70° und 95° bevorzugt werden und daß in diesem Bereich auch die Treffer gehäuft auftreten (vgl. Tab. 5). Das gilt gleichermaßen für das Beutespucken der *C. fasciata, C. lalia* und der Hybriden.

Theoretisch haben genau senkrecht ausgestoßene Spucktropfen (also Winkel $\gamma = 90°$) die besten Trefferaussichten. Dann ist nämlich die Entfernung Fisch — Beute am geringsten, und die Spucktropfen können mit größter Kraft gegen das Ziel geschleudert werden. Dann ist außerdem die Flugbahn der Tropfen keine Parabel, sondern eine Gerade. Dieser Winkel wird offenbar deswegen relativ wenig benutzt, weil die wieder herunterfallenden Spucktropfen dann den Fisch oder seine unmittelbare Umgebung treffen und ihn daher beim Abspucken der nächstfolgenden ES stören würden.

Nur wenn der Fisch nahezu senkrecht unter der Beute steht, ist die Lichtbrechung an der Grenzfläche von Wasser und Luft weitgehend ausgeschaltet. Es muß daher für den Spuckerfolg vorteilhaft sein, wenn die Verbindungslinie Auge — Beute mit dem Wasserspiegel einen Winkel von angenähert 90° bildet. Diesen Winkel, der nicht mit dem Winkel γ übereinstimmt, nenne ich δ. Mit fortschreitender Abweichung des Winkels δ

Tabelle 4: Veränderung der Körperstellung (Winkel β) während eines Spuckaktes
(nach Filmaufnahmen)

Colisa-Arten	Anzahl der Spuckakte		
	steiler	flacher	unverändert
C. lalia	16	—	4
C. fasciata	11	1	28
C. chuna	1	—	3
C. fasciata × lalia	16	1	11
Zusammen	44	2	46

Tabelle 5: Häufigkeit des Winkels γ bei Futterangebot von oben (Treffer eingekreist)

Winkel γ°	*C. fasciata*	*C. lalia*	*C. fasciata* × *lalia*
130			
8			
6	I		
4	I		
2	I		
120			
8			
6			
4		I	
2			
110	I		
8			
6			
4	I		
2			
100	II		I
8		I	
6			II
4	I		ØII
2	ØII	Ø	III
90	Ø	ØØI	ØØII
8	ØØI	ØII	I
6	II	Ø	ØIIII
4	ØI	I	ØI
2	ØØI	II	ØØI
80	II	ØØI	ØIII
8	ØI		ØII
6	ØI	Ø	ØI
4	I	Ø	ØII
2	I		ØI
70	I	ØII	
8	Ø		
6	Ø		ØII
4	I	I	
2	II		I
60	I		
8	I		
6			I
4	I		
2	II		
50	I		
8	I		
6			
Mittelwerte für			
Spuckakte	83°	83°	84°
Treffer	82°	81,5°	81°

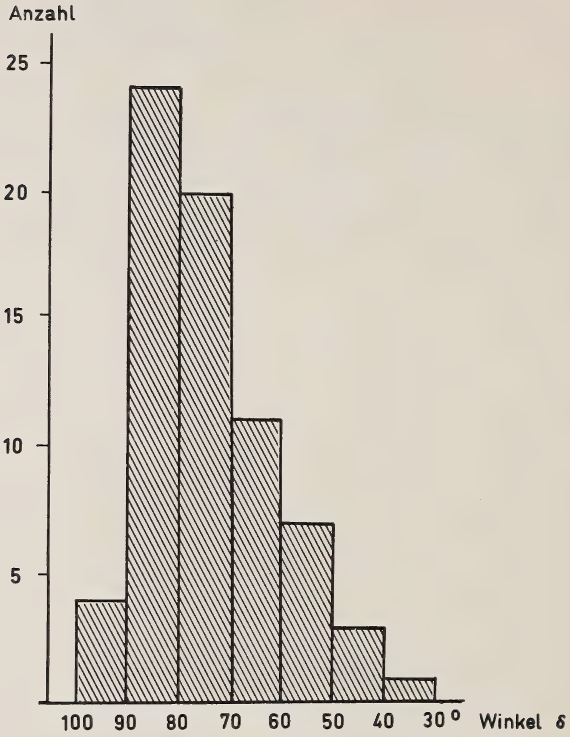


Abb. 5. Die Häufigkeit der Größen des Blickwinkels δ beim Beutespucken der *Colisa*-Arten.

von 90° erscheint das Beuteobjekt zunehmend unter einem falschen Winkel. Zudem erscheint es dem Fisch auch wesentlich höher über dem Wasser, als es tatsächlich der Fall ist. Bei einem Winkel δ = 85° liegt die Ablenkung nur bei 1°, bei Winkel δ = 65° beträgt die Ablenkung bereits 6° und bei einem Winkel δ = 45° sogar 13°. Die Ablenkung von 6° bei einem Winkel δ = 65° ist noch gering und dürfte wegen der kurzen Entfernung zur Beute die Trefferchancen kaum beeinträchtigen, zumal die Tiere meist mehrere ES unter verändertem Winkel γ abschießen. Dagegen erscheint ein Winkel δ = 45° wegen der bereits recht starken Lichtbrechung als ungünstig. Abb. 5 zeigt, daß die *Colisa*-Arten die Beute unter solchen Blickwinkeln kaum noch anspucken.

Abhängigkeit vom Alter der Fische. Die Spuckfrequenz nimmt bei allen Arten mit zunehmendem Alter ab (Abb. 3). Diese Abnahme ist in in den ersten Lebensmonaten besonders stark. Sie setzt sich aber bis ins hohe Alter fort.

Die größten *C. lalia*, die ich gehalten habe (Gesamtlänge um 4,2 cm), erreichten maximale Spuckhöhen von 4 bis 4,5 cm (Abb. 6). Die maximale Spuckhöhe entspricht bei dieser Art also ungefähr der Gesamtlänge der Tiere. Diese Angabe gilt auch für noch nicht ausgewachsene Fische. Bei einer 78 Tage alten *C. lalia* mit der Gesamtlänge von 30 mm maß ich eine maximale Spuckhöhe von 28 mm, bei einem 65 Tage alten, 28 mm langen Tier eine Höhe von 25 mm. Eine andere, ebenfalls 65 Tage alte *C. lalia* von nur 13 mm Gesamtlänge erreichte 15 mm Spuckhöhe. Das letzte Beispiel zeigt, daß die maximale Spuckhöhe in erster Linie von der Größe der halbwüchsigen Fische und nur indirekt vom Alter der Tiere abhängt. Es spricht jedoch vieles dafür, daß ausgewachsene Fische mit zunehmendem Alter nicht nur im Hinblick auf die Spuckfrequenz, sondern auch auf die maximale Spuckhöhe langsam nachlassen. Das würde bedeuten, daß junge, aber voll ausgewachsene Fadenfische am höchsten spucken könnten. Es kann nur vermutet werden, warum sie anschließend in ihrer Spuckleistung nachlassen: Mit zunehmendem Alter ändert sich langsam die Form des Maules. Während es bei jungen Fadenfischen relativ spitz ist, erscheint es bei älteren Tieren rund und abgestumpft. Vermutlich ist die Maulöffnung bei jüngeren Fischen enger als bei älteren, wodurch die Düsenwirkung stärker ist und damit auch die Geschwindigkeit, mit der das Wasser ausgespritzt wird.

Heterosis bei den Hybriden. Die Hybriden *Colisa fasciata* x *lalia* sind den Ausgangsarten in ihrem Spuckverhalten in mehrfacher Hinsicht überlegen. Ihre Spuckakte bestehen meist aus wesentlich mehr ES (Tabelle 2) und die Spuckfrequenzen sind besonders hoch (Abb. 3). Die maximalen Spuckhöhen der Hybriden sind im Vergleich zu den Ausgangsarten wesentlich größer (Abb. 6).

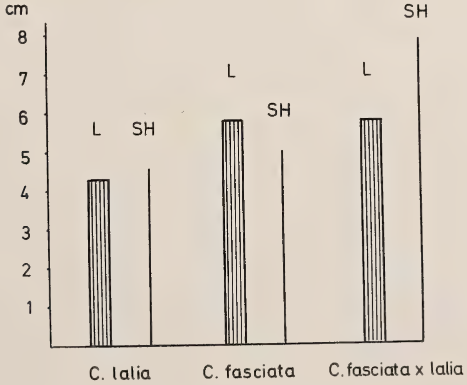


Abb. 6. Vergleich der größten Gesamtlänge (L, Körperlänge mit Schwanzflosse) mit den größten gemessenen Spuckhöhen (SH) der Arten.

Diese Fakten können nur als Heterosiseffekt gedeutet werden. Dazu kommt, daß das Spuckverhalten bei den Hybriden wesentlich leichter als bei den Ausgangsarten auszulösen ist und daß sich bei ihnen Ermüdungserscheinungen erst langsamer einstellen. Als weiteres Anzeichen für gesteigerte Spuckbereitschaft kann das frühzeitige Einsetzen des Spuckens bei den Jungfischen gewertet werden. Ich konnte es bei den Hybriden bereits im Alter von 42 Tagen beobachten, bei *C. lalia* im Alter von 65 Tagen, bei *C. fasciata* erst nach etwa 6 Monaten. Ich bin aber davon überzeugt, daß das Beutespucken bei *C. fasciata* unter geeigneten Umständen auch wesentlich früher einsetzen kann. Andererseits glaube ich nicht, daß die Werte für die Hybriden wesentlich unterschritten werden können, da es den Fischen mit abnehmender Körpergröße immer schwerer fallen dürfte, die Oberflächenspannung des Wassers zu überwinden, wie es für das Wasserspucken nötig ist.

b). Zusammenwirken verschiedener Ereignisse beim Spuckakt

An einigen Beispielen soll der zeitliche Ablauf der Spuckhandlung und das Zielen auf die Beute im Zusammenhang dargestellt werden. Zunächst sei ein auf 16 mm gefilmter Spuckakt eines Hybriden (Tab. 6, Abb. 7 und 8) gezeigt. Abb. 7 zeigt Nachzeichnungen nach den Einzelbildern des Films. Die Höhe der Beute über dem Wasserspiegel betrug 2,5 cm. In Abb. 8 ist der exakte zeitliche Ablauf dargestellt[1]). Diese Abbildung zeigt, daß die Abstände der ES recht unterschiedlich sind. Sie schwanken zwischen $^1/_8$ sec und $^1/_{16}$ sec. Man erkennt, daß die ES nach kurzer Anlaufphase (ES 1—3) sehr schnell aufeinanderfolgen (ES 3—5) und daß dann die Zeitabstände wieder größer werden. Die gleiche Beobachtung kann man an sehr vielen Spuckakten machen. Typisch ist außerdem, daß die größten Spuckhöhen ebenfalls erst nach einer Anlaufphase erfolgen und danach wieder zurückgehen. In diesem Fall ging die Spuckhöhe sogar langsamer als üblich zurück; das lag daran, daß der Fisch sich während des Spuckakts wesentlich steiler gestellt hat (Winkel β von 46° auf 72°, vgl. Tab 6). Das bewirkte infolge der weitgehenden Konstanz des Winkels α, daß die Tropfen zunehmend steiler abgespuckt wurden (Winkel γ von 56° auf 90°) und daher die Tropfen höher geschleudert werden konnten. Daß die Spuckhöhen dennoch zurückgingen, auch schon vor dem Erzielen der Treffer (ES 9 und 10), muß — in Verbindung mit der damit einhergehenden Vergrößerung des Zeitabstandes zwischen den einzelnen ES — als Ermüdungseffekt gedeutet werden. Ich glaube nicht, daß es sich dabei um eine Ermüdung handelt, die aus einer Triebreduzierung erfolgt. Vermutlich handelt es sich dabei um eine physische Erschöpfung. Ohne

---

[1]) Auf die Bedeutung der Schließbewegungen der Kiemendeckel vor Einsetzen des ersten ES werde ich später eingehen.

Tabelle 6: Spuckakt eines *C.-fasciata* × *lalia*-Hybriden (Gesamtlänge 4,5 cm) Auswertung eines 16-mm-Films. Höhe des Beuteobjekts: 2,5 cm über dem Wasserspiegel. Erklärung zu den Bemerkungen: T = Treffer, NT = Nichttreffer, k = zu kurz, sl = seitlich links vorbei, t = zu tief (Winkel γ).

Nr. ES	Spuckhöhe (cm)	Bemerkungen	Entfernung Fischmaul - Punkt A (in cm) [1]			
				δ°	β°	γ°
1	1,3	NT, k	1,3	65	46	56
2	1,9	NT, k	1,1	67	48	62
3	2,8	NT, sl	0,95	70	50	64
4	3,3	NT, sl	0,85	72	53	67
5	3,9	NT, sl	0,75	74	56	69
6	3,8	NT, sl	0,55	75	56	69
7	3,1	NT, t	0,3	80	58	70
8	3,1	NT, t	0,25	82	62	75
9	2,8	T	0,25	84	67	83
10	2,5	T	0,25	89	70	90
11	2	NT, k	0,1	90	72	90
12	1	NT, k	0	90	72	90

[1] Punkt A ist der senkrecht unter der Beute liegende Punkt der Wasseroberfläche (vgl. Abb. 4).

Zweifel erfordern die Pump- und Preßbewegungen mit den Kiemendeckeln viel körperliche Kraft.

Die Analyse des Filmstreifens (vgl. Tab. 6) zeigt besonders deutlich, warum die ES 1 bis 8 und 11, 12 nicht treffen konnten. An diesem Beispiel ist gut zu sehen, wie der Fisch zielt und welche Reaktionszeiten dem Zielvorgang zugrunde liegen.

Die ES 1 und 2, sowie 11 und 12 waren mit einer Spuckhöhe von 1 bis 2 cm zu schwach. Die ES 3—6 flogen seitlich am Ziel vorbei (Abb. 7,4). Der Fisch schwimmt in dieser Phase näher an die Beute heran, ohne die Winkel β und γ wesentlich zu verändern ($\Delta \beta_{3;6} = 6^\circ$, $\Delta \gamma_{3;6} = 5^\circ$). Eine Änderung dieser Winkel war auch nicht erforderlich, vielmehr hätte der Fisch sich seitlich etwas verschieben müssen. Bei ES 7 stimmt nun die seitliche Verschiebung, aber durch das Heranschwimmen stimmen β und γ nicht mehr (Abb. 7,7). Somit treffen auch 7 und 8 noch nicht. Während der Zeitspanne ES 6—9 werden nun die Winkel β und γ verändert ($\Delta \beta_{6;9} = 11^\circ$, $\Delta \gamma_{6;9} = 14^\circ$). Nun sind die Korrekturen abgeschlossen und die ES 9 und 10 treffen das Objekt. Danach finden keine Lage- und Winkelveränderungen mehr statt, aber die ES 11 und 12 erreichen nicht mehr die erforderliche Höhe.

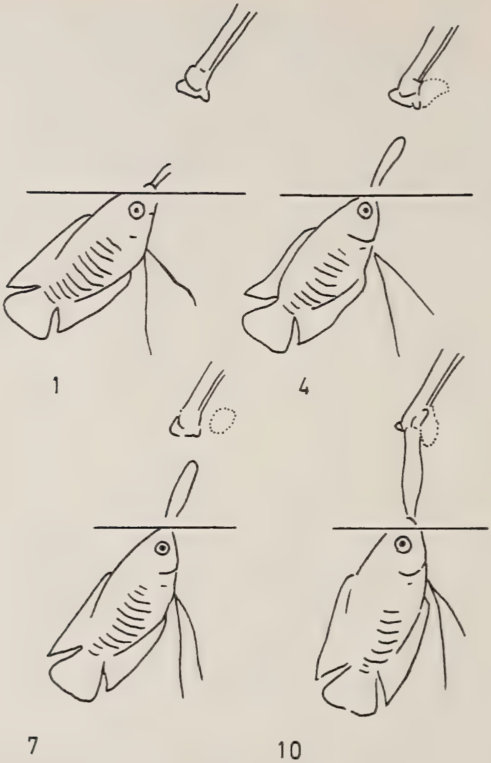


Abb. 7. Spuckakt eines *Colisia-fasciata* × *lalia*-Hybriden. Umrißgetreue Nachzeichnungen nach Filmeinzelbildern, wobei nur jeder 3. ES wiedergegeben wurde. Die gepunkteten Figuren markieren die Lage des betreffenden ES im Augenblick des kürzesten Abstandes zur Beute.

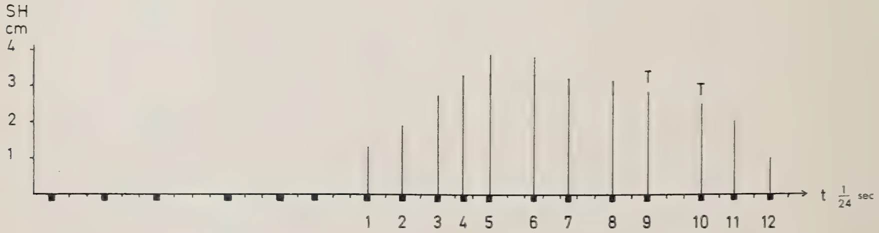


Abb. 8. Darstellung eines Spuckaktes eines *C.-fasciata* × *lalia*-Hybriden. Die kleinen Markierungen auf der Zeitachse stellen jeweils einen Zeitraum von $^{1}/_{24}$ sec dar. Die senkrechten Striche markieren den Anfang der ES und in ihrer Länge die Spuckhöhe. Schwarzes Quadrat unter Zeitkoordinate: Zeitpunkt des Schließbeginns der Kiemendeckel. T = Treffer.

Die Analyse dieses Spuckaktes spricht dafür, daß der Fisch seine Fehlschlüsse wahrgenommen und darauf sofort korrigiert hat, daß er sich also gewissermaßen an sein Ziel „herangespuckt" hat. Das setzt eine sehr kurze Reaktionszeit voraus. Sicher ist der „Moment" — die Zeit, die ein Lebewesen braucht, um sich eines Eindrucks auf seine Sinnesorgane bewußt zu werden — bei den Fadenfischen sehr kurz. Der Moment beträgt beim Menschen $^1/_{18}$ sec, beim Kampffisch (auch ein Anabantide) nach Brecher (1932) und Lissmann (1932) nur $^1/_{30}$ bis $^1/_{37,7}$ sec. Das bedeutet für den Kampffisch verglichen mit uns einen subjektiv langsameren Ablauf der Geschehnisse, also einen Zeitlupeneffekt. Somit sind sinnvolle Korrekturen während eines Spuckaktes offenbar durchaus möglich. Trotzdem ist das normalerweise nicht der Fall. Bei der Analyse der Spuckakte kommt man vielmehr zu dem allgemeinen Eindruck, daß seitliche Verschiebungen während des Spuckaktes wie im geschilderten Beispiel zu den Ausnahmen gehören. Damit hängt auch möglicherweise zusammen, daß der geschilderte Spuckakt mit 12 ES ungewöhnlich lang war (Tab. 2).

Im Normalfall erfolgt die seitliche Korrektur vor dem Beginn des Wasserspuckens durch binokulares Anvisieren des Objekts. Wenn der Fisch die Beute bei normaler Lage im Wasser mit beiden Augen gleich gut sehen kann, kann er sie beim darauffolgenden Spucken seitlich nicht mehr verfehlen. Diese Ausrichtung auf das Ziel ist also relativ einfach. Schwieriger ist dagegen das Anzielen in der Senkrechten, da hierbei die Lichtbrechung einzukalkulieren wäre. Diese Schwierigkeit wird sehr oft dadurch umgangen, daß der Fisch sich während des Spuckaktes steiler stellt und durch die dadurch hervorgerufene Streuwirkung der ES den Zielbereich abtastet.

Die beiden folgenden Beispiele zeigen, wie auf die eben beschriebene Weise Trefferfolge erzielt werden können. In einem Fall (Tabelle 7 a) traf der Fisch die Pinzette, die das Futter hielt, ca. 1,5 cm über der Beute. Das Futter wurde durch den an der Pinzette herunterlaufenden Wassertropfen ins Wasser geschwemmt. Im anderen Fall (Tabelle 7 b) traf der Tropfen erst, als er bereits wieder zum Wasser zurückfiel, also auf der abfallenden Seite der Wurfparabel. In beiden Fällen handelte es sich ganz sicher um Treffer, die nur durch die Streuung der ES im Zusammenhang mit dem Steilerstellen der Körperachse des Fisches möglich wurden. In einem Fall stellte sich der Fisch (Winkel β) um 23° steiler, im anderen Fall sogar um mehr als 30°. Die Tatsache, daß die Fische auf diese Weise treffen konnten, ist ein Hinweis darauf, daß sie die seitliche Korrektur schon vor Beginn des Spuckaktes vorgenommen hatten.

Tabelle 7: *Colisa lalia* (Alter 4,3 Monate) Analyse zweier erfolgreicher Spuckakte (nach Super 8-Film)

a) Höhe des Beuteobjektes (Tubifex an Pinzette) 1,2 cm

ES Nr.	Zeitdifferenz zu vorherigem ES (in sec)	Spuckhöhe in cm	Entfernung Fischmaul - Punkt A (cm) [1]	δ°	β°	γ°	Bemerkung
1	—	1,8	0,5	62	35	64	zu flach
2	0,111	2,7	0,7	60	44	73	traf Pinz. ca. 1,5 cm über der Beute
3	0,105	ca. 3	0,8	55	52	80	traf Pinz. ca. 1,5 cm über der Beute
4	0,105	ca. 3,3	1,1	50	56	86	zu steil
5	0,105	ca. 3,3	1,3	ca. 42	58	90	zu steil
6	0,133	ca. 3	1,7	ca. 36	58	90	zu steil

b) Höhe des Beuteobjektes (Tubifex an Pinzette) 2,2 cm

1	—	2	0,7	69	34	ca. 64	zu flach
2	0,154	2,2	1,1	65	44	ca. 75	zu flach
3	0,133	ca. 3,5	1,2	65	49	78	Treffer, mit fallendem Parabelteil
4	0,100	ca. 4	1,6	55	54	83	zu steil
5	0,111	ca. 4	1,9	53	ca. 68	99	zu steil
6	0,111	ca. 3	2,3	51	ca. 66	96	zu steil

[1] vgl. Tab 6

c). *Analyse der auslösenden Faktoren*

Zur Analyse der das Beutespucken auslösenden inneren und äußeren Faktoren sind verschiedene Versuche angestellt worden. Einige von ihnen sollen hier besprochen und gedeutet werden.

1. Versuche

Die Versuche 1 bis 3 wurden an maximal 3 *C. chuna* durchgeführt. Die Tiere befanden sich in einem kleinen Aquarium mit einer Grundfläche von 43 x 23 cm; die Wasserfläche war frei von Schwimmpflanzen. Den Fischen wurde Trockenfutter auf die Wasserfläche gegeben oder an die Innenseite der Scheiben in 5 bis 10 mm Höhe geheftet. Das Trockenfutter bleibt an der vorher angefeuchteten Scheibe kleben und trocknet meist

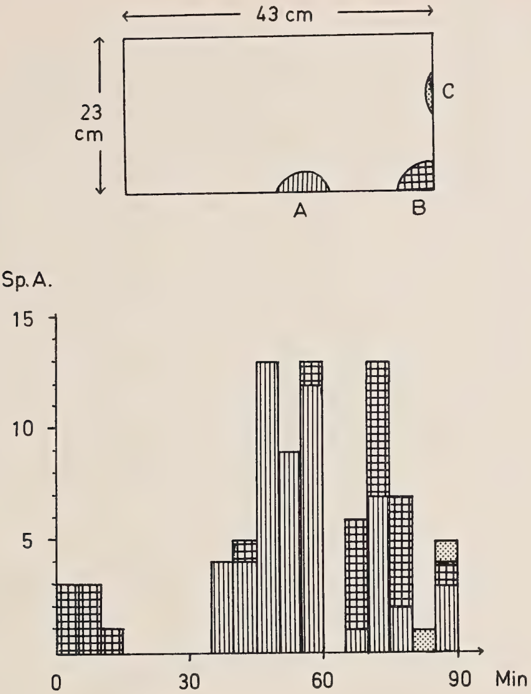


Abb. 9. Versuch 1: *C. chuna* ♂. Beutespucken. Die Höhe der Säulchen gibt die Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) in jeweils 5 Min. wieder, ihre Schraffur den Ort, an dem das Wasserspucken stattfand (vgl. hierzu das Aquarium in Aufsicht mit den Futterplätzen A, B und C)

schnell an ihr an. Daher kann es bei der Befeuchtung durch die Spucktropfen erst nach und nach ins Wasser gespült werden. In den Protokollen wurde kein Unterschied zwischen erfolgreichen und erfolglosen Spuckakten gemacht.

Versuch 1 (Abbildung 9): Es wurde das Spuckverhalten eines einzeln gehaltenen *C. chuna* ♂ untersucht. Es blieb in der ersten halben Stunde ohne Futter. In den ersten 15 Min. spuckte es am Ort B, dem seit Wochen gewohnten Futterplatz. Nach 30 Min. wurde Trockenfutter an die Frontscheibe über der bisher noch ungewohnten Futterstelle A geklebt. Um den Fisch auf das angeheftete Futter aufmerksam zu machen, wurde zugleich eine geringe Menge Futter an der Futterstelle A direkt auf die Wasserfläche gegeben. Es dauerte gut 3 Minuten, bis sich das beunruhigte Tier wieder der Wasseroberfläche und dann dem neuen Futterplatz A genähert hatte. Dann fraß es aber sogleich das an der Oberfläche schwimmende Trockenfutter und begann wenig später mit dem Spucken nach dem angeklebten Futter. Es spuckte kaum noch an der gewohnten, jetzt leeren Futterstelle B. Nach insgesamt 60 Versuchsminuten wurde an beiden Futterstellen Futter direkt ins Wasser gegeben, jedoch kein Futter mehr an die Scheiben geklebt. Der Fisch fraß sich sofort satt (zwischen 60. und 70. Min.), spuckte danach aber wieder mit alter Intensität weiter, obwohl noch erreichbares Trockenfutter gleicher Qualität direkt neben ihm auf der Wasserfläche schwamm. Seit der 75. Min. war der Fisch so satt, daß er das Futter zwar noch ins Maul nahm, es aber nicht mehr schluckte, sondern wieder ausspuckte. — Außerdem fällt auf, daß der Fisch seit der 65. Min. wieder an beiden Futterstellen spuckte.

Versuch 2 (Abbildung 10): Am folgenden Tag wurde zu dem *C. chuna* ♂ aus dem Versuch 1 (♂ B) ein ♀ (♀ B) und ein größeres und stärkeres *C. chuna* ♂ (♂ A) gesetzt. ♂ A beanspruchte gleich $^2/_3$ des Aquariums als sein Revier, während sich ♂ B mit dem restlichen Drittel zufriedengeben mußte. Das ♀ hielt sich fast ausschließlich im Revier des weniger aggressiven ♂ B auf.

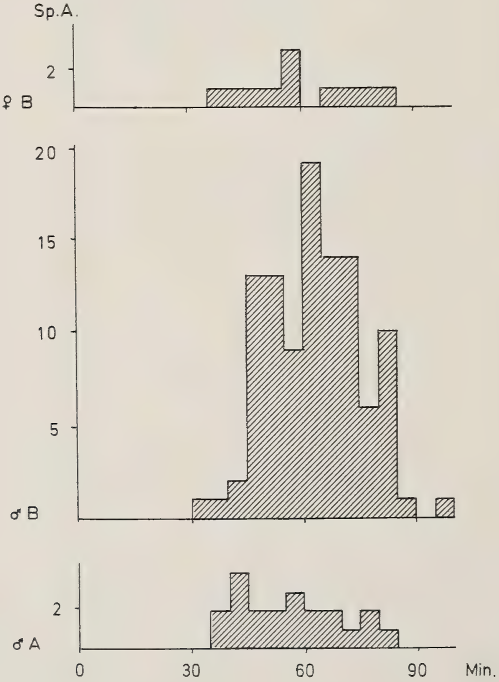


Abb. 10. Versuch 2: Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) dreier hungriger *C. chuna* in jeweils 5 Min. nach an den Scheiben klebendem Trockenfutter. Beginn des Futteranbietens nach 30 Minuten.

Der Versuch begann um 17 Uhr. Die Fische hatten am Beobachtungstag noch kein Futter gehabt. In den ersten 30 Versuchsminuten blieben die Fische noch ohne Futter. Es war kein Wasserspucken zu beobachten. In der 30. Beobachtungsminute wurde über beide Futterstellen (A und B, vgl. Abb. 9) in 5 bis 10 mm Höhe Futter an die Scheiben geklebt. Diesmal wurde kein Futter direkt ins Wasser gegeben. Die Häufigkeit der nun folgenden Spuckakte ist dem Diagramm (Abb. 10) zu entnehmen. ♂ A spuckte nur an der Futterstelle A, ♂ B und ♀ B ausschließlich an der Futterstelle B.

Versuch 3 (Abb. 11): Dieser Versuch fand 3 Tage nach Versuch 2 statt. Der Verlauf der Reviergrenzen hatte sich nicht geändert. Wie in Versuch 2 wurde den noch hungrigen Fischen in den ersten 30 Versuchsminuten kein Futter gegeben. Wieder wurde in dieser Zeit nicht

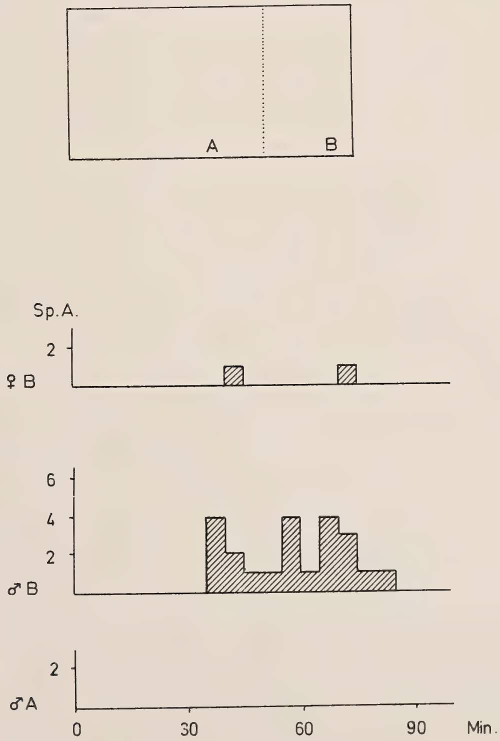


Abb. 11. Versuch 3: Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) dreier gesättigter *C. chuna* in jeweils 5 Min. nach an den Scheiben klebendem Trockenfutter. Beginn des Futteranbietens nach 30 Minuten. Das Beutespucken in den Versuchen 2 und 3 war reviergebunden. Fisch A spuckte nur in Revier A, die Fische B nur im Revier B. Vgl. hierzu das Aquarium in Aufsicht (Größe 43 × 23 cm), gepunktete Linie: Reviergrenze).

gespuckt. Im Gegensatz zum vorhergehenden Versuch wurde in der 30. Min. das Futter nicht nur an die Scheibe geklebt, sondern auch reichlich direkt ins Wasser gegeben. Bereits 10 Min. nach der Futtergabe waren die Fische völlig gesättigt.

Versuch 4 (Abb. 12): Es soll gezeigt werden, wie groß die Spuckbereitschaft sein kann und wie schnell Ermüdungserscheinungen eintreten. Hier wird das Verhalten eines *Colisa-fasciata* x *lalia*-Hybriden dargestellt. Voraussetzung für diese Versuche sind handzahme Tiere. Damit die Versuche unter möglichst gleichbleibenden Bedingungen erfolgen konnten, wurden die Fische einzeln in ihren Becken gehalten. In regelmäßigen Abständen wurde eine Beuteattrappe (leere Pinzette) jeweils in genau gleicher Höhe (3 cm) über den Futterplatz gehalten, die dabei nur ganz langsam bewegt werden durfte. 5 Stunden vor dem Versuch und während des Versuchs wurde kein Futter gegeben. Die Attrappe wurde den Fi-

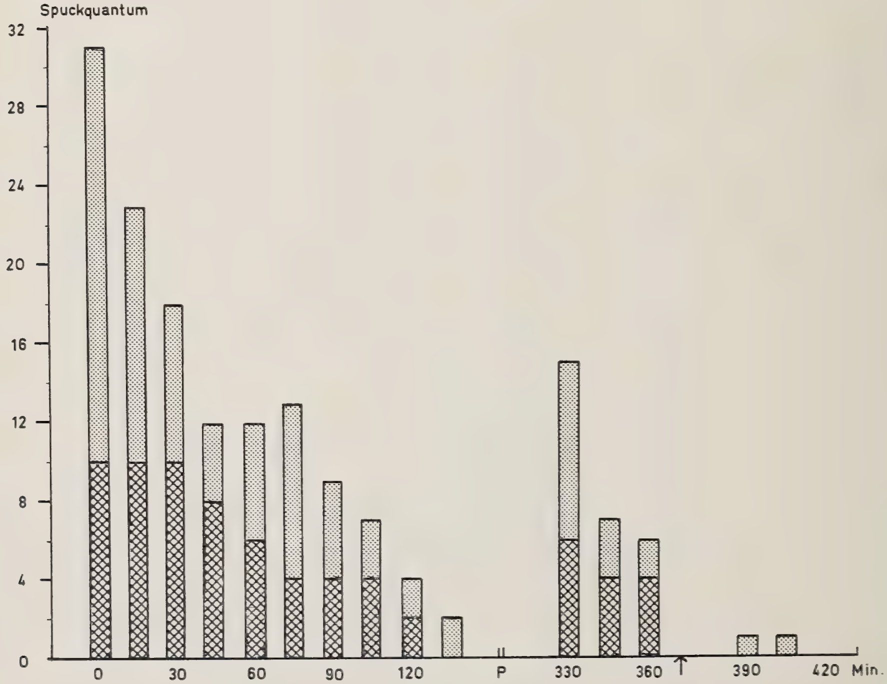


Abb. 12. Versuch 4: Hungriger *C.-fasciata* × *lalia*-Hybride. Ermüdungserscheinungen bei wiederholtem Spucken auf Beuteattrappe. Die Attrappe wurde im Abstand von 15 Min. jeweils für 2 Min. vorgezeigt. Nach 3stündiger Pause (P) wurde der Versuch wiederholt. Nach 360 Min. (Pfeil) konnte der Fisch sich sattfressen. Kreuz-Schraffen: Spuckakte, die Höhen von 2 cm erreichten (1 Spuckakt = 2 Spuckquanten). Raster: weniger intensive Spuckakte (1 Spuckakt= 1 Spuckquantum).

schen in gleichmäßigen Abständen von jeweils 15 Minuten für genau 2 Min. vorgehalten. Die daraufhin erfolgten Spuckakte wurden gezählt, wobei sie nach ihrer Intensität in zwei Gruppen eingeteilt wurden. Die Unterscheidung zwischen Spuckakten hoher und niedriger Intensität kann natürlich nur willkürlich sein. Die Beobachtungen hatten ergeben, daß die Fische bei großer spezifischer Handlungsbereitschaft Spuckakte mit einer großen Anzahl von ES abgaben und dabei relativ große Höhe erreichten. Da die Spuckhöhe am leichtesten zu messen war, wurde die Abgrenzung folgendermaßen vorgenommen: Diejenigen Spuckakte, bei denen mindestens ein ES 2 cm Höhe erreicht oder überschritten hatte, wurden als Spuckakte hoher Intensität von den anderen abgegrenzt. In Abb. 12 wurden die Spuckakte hoher Intensität (Kreuzschraffen) von denen mit niedrigerer (Raster) unterschieden. Damit die Höhe der Säulchen der tatsächlichen Spuckbereitschaft einigermaßen entspricht, habe ich in Abb. 12 die Spuckakte hoher Intensität im Vergleich zu denen mit niedrigerer Intensität doppelt bewertet (zwei „Spuckquanten").

Die Abb. 12 läßt deutlich erkennen, wie die Zahl der Spuckakte und ihre Intensität schnell nachlassen. Nach drei Stunden Pause wurde der Versuch wiederholt. Dieser Hybride erwies sich, verglichen mit Fadenfischen in entsprechenden, hier nicht dargestellten Versuchen, als besonders spuckfreudig. In der ersten halben Stunde des Versuchs trat sogar mehrmals in der Zeit zwischen den zweiminütigen Attrappendarbietungen Wasserspucken auf (in Abb. 12 nicht aufgeführt!). Das Tier spuckte an der Futterstelle, über der auch die Attrappendarbietungen erfolgt waren. Im weiteren Verlauf des Versuches, auch in der dreistündigen Pause, waren Spuckhandlungen ohne Attrappenangebot nicht mehr zu beobachten. Mit der 370. Versuchsminute wurde der Versuch abgebrochen; bzw. es wurden die Versuchsbedingungen geändert: Dem Fisch wurde so viel Futter gegeben, daß er sich völlig sattfressen konnte. Seit diesem Zeitpunkt setzte das Wasserspucken fast völlig aus, schneller, als es bei kontinuierlicher Fortsetzung des Versuchs zu erwarten gewesen wäre. In der 420. Minute war unter den Versuchsbedingungen (Beuteattrappe 3 cm hoch, nur langsam bewegt) keine Reaktion auszulösen. Daraufhin wurde die Attrappe um 1 cm gesenkt und etwas heftiger bewegt. Sofort begann das Tier wieder zu spucken (nicht im Diagramm angegeben!). Allerdings war die Intensität nur gering und ließ dann sehr schnell wieder nach.

Auch während des zweiminütigen Beutedarbietens hat der Fisch nicht mit gleichbleibender Intensität reagiert. Die Abb. 13 zeigt an einem Beispiel, wie die Spuckakte hoher und niedriger Intensität auf die zwei Versuchsminuten verteilt waren. Es wird sofort deutlich, daß die intensivsten Spuckakte sofort bei Erscheinen der Attrappe ausgelöst wurden und danach mit schnell abnehmender Intensität nur noch schwach reagiert wurde. Auch hierbei handelt es sich um Ermüdungserscheinungen.

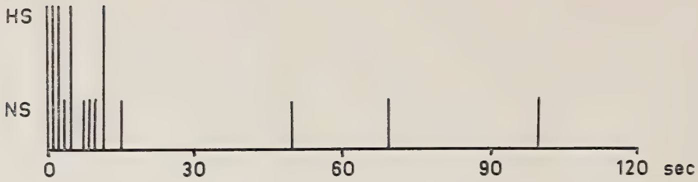


Abb. 13. *C.-fasciata* × *lalia*-Hybride. Beispiel für die Verteilung der Spuckakte während des 2minütigen Attrappendarbietens in Versuch 4. HS: Spuckakte, die Höhen von 2 cm erreichten; NS: Spuckakte, die niedriger als 2 cm blieben.

2. Auslösende Faktoren

Abhängigkeit von der Fluchtstimmung. Verhaltensweisen, die dem Nahrungserwerb und der Nahrungsaufnahme dienen, können bei den Fadenfischen wie wohl bei allen Tieren durch stärkere Fluchtstimmung inaktiviert werden. Aus diesem Grund konnte der Versuch 4 nur mit einem völlig handzahmen Tier gemacht werden. Die Fehlermöglichkeit, daß die Tiere durch den Experimentator geängstigt werden könnten, war in den Versuchen 1 bis 3 weitgehend ausgeschaltet. In den Versuchen 2 und 3 konnten dagegen innerartliche Auseinandersetzungen das Spuckverhalten beeinflussen. Wie auf S. 84 bereits angegeben, hatten die beiden ♂ eigene Reviere; das ♀ blieb, wie bei Fadenfischen üblich, ohne Revier und hielt sich im Territorium des ♂ B auf. Da das schwimmende Schaumnest das Zentrum der Reviere ist, wird die Wasseroberfläche von den Revierinhabern — gleich, ob bereits ein Nest besteht oder noch nicht — besonders heftig verteidigt. Daher wird kaum je ein ♂ in einem fremden Revier beutespucken. Die ♂ A und B spuckten daher grundsätzlich nur an den Futterstellen, die in ihrem Revier lagen.

Wenn man die ♀ nicht einzeln oder in sehr großen Aquarien hält, haben sie nur selten Gelegenheit, im Revier der ♂ zu spucken, da sie sich nicht ungestört an der Wasserfläche aufhalten können. Meist werden sie nur in Bodennähe geduldet. Das erklärt, warum zunächst nur beutespuckende ♂ beobachtet wurden. Die Abhängigkeit des Beutespuckverhaltens des ♀ vom Verhalten des ♂ zeigt der Versuch 2 (Abb. 10). Das ♀ konnte nur in den Augenblicken aktiv werden, in denen sich ♂ B, in dessen Revier es sich aufhielt, gerade von der Futterstelle entfernt hatte. Das erklärt, wieso das ♀ zur Zeit des Spuckmaximums des ♂ B (60. bis 65 Min.) nicht spucken konnte, und das Spuckmaximum des ♀ gerade in der Zeit lag, als das ♂ B relativ wenig spuckte (55. bis 60. Min.).

Abhängigkeit vom Hunger. Eine gewisse Abhängigkeit der Spuckbereitschaft vom Hungerzustand der Tiere ließe sich bei diesen Versuchen an verschiedenen Stellen zeigen. Besonders gut ist sie in den Versuchen 2 und 3 zu erkennen. Diese Versuche unterscheiden sich nur dadurch, daß die Fische im einen Fall recht hungrig waren (Versuch 2, Abb. 10), im anderen Fall dagegen gesättigt (Versuch 3, Abb. 11). Im zweiten Fall war die Spuckbereitschaft viel geringer. Es zeigt sich hier aber, daß u. U. auch voll gesättigte Fische beutespucken. Das ♂ B spuckte, während 4 bis 5 mm neben seinem Maul das gleiche Futter in Mengen an der Wasserfläche schwamm.

Individuelle Unterschiede. Die Versuche 2 und 3 zeigen auch deutlich, welche großen individuellen Unterschiede in der Spuckbereitschaft auftreten können. Im Versuch 2 war das Verhältnis in der Anzahl der Spuckakte zwischen ♂ B : ♂ A wie 5 : 1. Das vollgesättigte ♂ A spuckte im Gegensatz zu ♂ B überhaupt nicht mehr (Versuch 3).

Anfangsreibung. In den Versuchen 1 und 2 wurde den hungrigen Tieren in der 30. Min. Futter an die Scheibe geklebt. Da sowohl der Hunger als auch der äußere Reiz (die Futtermenge) in der Folgezeit durch die geringen Spuckerfolge etwas zurückgehen, müßte man annehmen, daß in den ersten Minuten am intensivsten gespuckt wird und daß die Intensität dann langsam zurückgeht. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Fische brauchen erst eine Anlaufzeit (♂ B in Versuch 2 30 Min.), bis die größte Spuckbereitschaft gezeigt wird. Das entspricht nicht der in der Ethologie üblichen Regel, nach der sich die spezifische Handlungsbereitschaft in Abhängigkeit von der Zeit der letzten Auslösung des Verhaltens erhöht. In diesem Fall muß anscheinend erst eine gewisse Anfangsreibung überwunden werden, bis das Verhalten in voller Intensität ablaufen kann. Andere Versuche ergaben, daß das Überwinden der Anfangsreibung nicht von Spuckerfolgen abhängig ist. Man kann diese Erscheinung daher nicht als Lerneffekt oder Selbstdressur deuten.

Die Anfangsreibung tritt noch in einem anderen Zusammenhang auf. Man kann grundsätzlich sagen, daß das Beutespucken sich desto leichter auslösen läßt, je häufiger die Fische vorher schon gespuckt haben¹). Das bedeutet, daß das Erstauslösen des Spuckverhaltens am schwierigsten ist. Es ist nur bei Hunger und optimalem Auslöser möglich. Nach einigen Wiederholungen ist dieses Verhalten bald sehr leicht auszulösen ²). Das bedeutet für die Fische, daß sie unter Aquarienverhältnissen manchmal nie oder erst in relativ hohem Alter zu „Beutespuckern" werden, weil sich dort die Gelegenheit zum Erstauslösen u. U. nur sehr selten ergibt. Der Zeitpunkt des erstmaligen Spuckens hängt also nicht mit Reifungsvorgän-

---

¹) Das gilt allerdings nur unter der Voraussetzung, daß die einzelnen Spuckakte nicht so schnell aufeinanderfolgen, daß Ermüdungserscheinungen wirksam werden.

²) Die Beobachtungen an den zu Vergleichszwecken gehaltenen Schützenfischen ergaben Entsprechendes. Näheres zum Spuckverhalten von *Toxotes:* Vierke 1973.

gen zusammen. Während einige Tiere bereits im Alter von 40 Tagen spuckten, spuckten andere erstmals erst mit 8 Monaten, danach jedoch regelmäßig.

Das Auftreten einer derart starken Anfangsreibung ist eine auffallende Erscheinung. Vor allem erscheint es sonderbar, daß sie gerade im Bereich des Nahrungserwerbs vorkommt. Ihr Auftreten spricht dafür, daß sie Selektionsvorteile bietet. Solange das Verhalten der Fadenfische in der Natur und die Art ihrer Beuteobjekte nicht näher bekannt sind, kann über die Selektionsvorteile der Anfangsreibung nur sehr Hypothetisches gesagt werden. Es ist immerhin denkbar, daß hierdurch gewährleistet ist, daß die Fische nur bei zu geringem Unterwasser-Beuteangebot und bei reichlichem Überwasser-Beuteangebot das Beutespuck-Verhalten aktivieren. Eine derartige Einschränkung des Spuckverhaltens in der Natur wäre ein Selektionsvorteil, wenn intensives Beutespucken für die Fische gefährlich werden kann. Hierdurch könnten vielleicht Überwasserfeinde (z. B. Reiher) schon von weitem auf die Fische aufmerksam werden.

Ermüdungseffekte. Im Versuch 2 (Abb. 10) wurde von der 30. Min. an Futter über die Futterplätze geheftet. Da es sich nur um relativ wenig Futter handelte und dieses auch recht fest haftete, reichten die Spuckerfolge nicht zum Sättigen der hungrigen Tiere aus. Trotzdem ging die Aktivität der Fische nach Erreichen der maximalen Spuckbereitschaft wieder langsam zurück. Nach etwa einer Stunde wurden keine Spuckakte mehr beobachtet. Da die Schlüsselreize (Beuteobjekte) und der Hungerzustand der Tiere sich nur unwesentlich veränderten, dürfte es sich um Ermüdungseffekte handeln. Der gleiche Effekt trat bei ♂ B auch im Versuch 3 (Abb. 11) auf, wo das Tier völlig gesättigt war und Futter im Überfluß neben ihm auf der Wasserfläche schwamm. Aus diesem Grund und aus anderen Erfahrungen dürfte es sich bei dieser Erscheinung nicht um das Ergebnis einer Abdressur infolge zu geringer Spuckerfolge handeln.

Der Versuch 4 (Abb. 12) wurde an einem besonders spuckwilligen Tier vorgenommen, bei dem die Anfangsreibung bereits überwunden war. Man erkennt, daß die Reaktion durch wiederholte Reizdarbietungen sehr schnell an Intensität verlor. Auch hierbei handelte es sich um Ermüdungserscheinungen und sicherlich nicht um das Ergebnis einer Abdressur infolge fehlender Spuckerfolge. Am Anfang war die spezifische Handlungsbereitschaft noch so hoch, daß der Hybride zunächst sogar in den Pausen zwischen den zweiminütigen Attrappendarbietungen an der Futterstelle spuckte (vermutlich Leerlaufhandlung). Leider ist nicht zu klären, worauf die Ermüdungserscheinungen beruhen. Drei Möglichkeiten kommen dafür in Betracht:

1. Absinken der Handlungsbereitschaft durch Verbrauch aktionsspefischer Energie (Zentrale Ermüdung),

2. Empfindlichkeitsverminderung im Bereich der affarenten Nerven (affarente Drosselung, Gewöhnung),
3. motorische Ermüdung.

Vielleicht handelt es sich hierbei um ein Zusammenspiel aller drei Faktoren.

Schlüsselreiz. Schlüsselreiz für das Beutespucken ist ein Objekt, das sich im Luftraum befindet. Je niedriger es über dem Wasserspiegel ist, desto leichter wird eine Spuckreaktion ausgelöst. Bei zu niedrigen Höhen springen die Fische jedoch sehr häufig nach der Beute, um sie im Sprung zu schnappen. Eine langsame, gleichförmige Bewegung des Objekts ist ebenfalls förderlich für das Auslösen der Reaktion. Heftige Bewegungen jagen die Fische dagegen in die Flucht. Aussagen über die optimale Größe der Attrappen sind nicht leicht. Anscheinend werden Attrappen bevorzugt, die übergroß, also nicht mehr portionsgeeignet sind. Das bevorzugte Ansprechen auf „übernormale" Attrappen ist im Tierreich häufig. Die optimale Größe für eine Beuteattrappe bei *Colisa*-Arten dürfte bei Erbsen- bis Bohnengröße liegen. Im Experiment spuckten die Fische fast wahllos alle vorgehaltenen Objekte an: Trockenfutter, Tubifex, Mükkenlarven, aber auch zum Fressen ungeeignete Stücke wie die Hand des Experimentators, eine leere Pinzette oder einen Füllfederhalter. Erst wenn das Objekt durch die Spucktropfen ins Wasser geschwemmt ist, kann der Fisch prüfen, ob das Objekt portionsgerecht oder überhaupt freßtauglich ist.

Ich vermute, daß es sich bei den Objekten für das Beutespucken in der Natur um kleine Würmer, Insekten oder Spinnen handelt, die sich an den Ufern oder auf über dem Wasserspiegel hängenden Pflanzenteilen befinden.

Erfahrung. Um zu klären, welchen Einfluß Erfahrungen auf das Spuckverhalten der Fische haben, untersucht man am besten das Spuckverhalten der Tiere, bei denen erstmalig Beutespucken beobachtet werden konnte. Ich konnte bei diesen Fischen nicht beobachten, daß das Auslösen der weiteren Spuckakte von Spuckerfolgen abhängig war. Es war auch nicht festzustellen, daß „ungeübte" Fische geringere Spuckerfolge hatten als erfahrenere. Diese Feststellungen gelten auch für Tiere, die ohne Gesellschaft wasserspuckender Fische aufgezogen wurden. Es handelt sich beim Beutespucken also sicher zunächst um ein erfahrungslos funktionsgerechtes Verhalten. Sicherlich kann der Angeborene Auslösende Mechanismus (AAM) aber durch Erfahrungen verändert werden (EAAM) und dabei vielleicht an Spezifität gewinnen. Das dürfte von großer Bedeutung für das Verhalten der Tiere in der Natur sein.

Daß beim Beutespucken auch Lernmechanismen mitspielen müssen, zeigt Versuch 1 (Abb. 9). In den ersten 15 Minuten spuckte das Tier mehrmals an der ihm bekannten, noch leeren Futterstelle B. Diese Reaktion wurde offenbar nur durch das Auftauchen des Beobachters ausgelöst, dessen Erscheinen das Tier mit der üblicherweise daraufhin erfolgenden Fütterung am Ort B verband. Auch die Tatsache, daß der Fisch zwischen der 30. und 60. Minute zweimal außer am Ort A (wo sich das Futter befand) auch am alten, immer noch leeren Futterplatz B spuckte, spricht für den Einfluß von Erfahrungen.

Auf S. 91 schrieb ich, daß die Fische willig die Hand des Experimentators anspucken. Vermutlich geschieht das nur deshalb, weil die Fische die Hand mit der Fütterung in Zusammenhang bringen. In der Natur werden sie derart große Objekte, die zudem noch beweglich sind, sicher nicht anspucken, sondern vor ihnen flüchten.

IV. Andere Formen des Wasserspuckens bei *Colisa*-Arten

Während man bei *Toxotes* nur Beutespucken beobachten kann, lassen sich bei den Arten der Gattung *Colisa* weitere Formen des Wasserspuckens aufzeigen.

a) Brutpflegespucken bei Colisa chuna

Bei brutpflegenden *Colisa chuna* ♂ ist manchmal eine sehr interessante Form des Wasserspuckens zu beobachten, das Brutpflegespucken. Das Brutpflegespucken ist seltener als das Beutespucken zu beobachten, da es ein Bestandteil des Fortpflanzungsverhaltens ist. Es tritt — zumindest unter Aquarienverhältnissen — aus noch nicht bekannten Gründen nicht regelmäßig auf. Ich konnte es nur bei 4 von 10 Laichvorgängen feststellen. Einmal konnte ich dieses Verhalten in allen Einzelheiten filmen. Aus der Literatur ist mir nur eine entsprechende Beobachtung bekannt (Hoffmann 1967). — Das Brutpflegespucken tritt unabhängig davon auf, ob die Tiere vorher schon mal nach Beute gespuckt haben. Beziehungen zwischen diesen beiden Formen des Wasserspuckens konnte ich nicht finden [1]).

Zum Verständnis des folgenden kurz etwas zum Fortpflanzungsverhalten der Tiere. Die Fadenfisch-♂ bauen im Zentrum ihres Reviers ein an der Wasseroberfläche schwimmendes Nest aus kleinen, von erhärtetem Maulsekret umgebenen Luftbläschen. Größe und Form des Nestes und die Verwendung zusätzlichen Pflanzenmaterials ist artcharakteristisch. *C. lalia* baut relativ kleine, kuppelartig gewölbte Schaumnester unter reichlicher Verwendung von pflanzlichen Niststoffen, während *C. chuna* meist sehr große, flächige Schaumnester ohne Benutzung von Pflanzenmaterial anlegt.

---

[1]) S. dazu den Nachtrag, S. 104.

Wenn das ♂ in seinem Territorium ein ♀ gefunden hat, muß sein aggressives Territorialverhalten in Werbe- und Paarungsverhalten übergeführt werden, bevor das Ablaichen erfolgen kann. Forselius (1957) hat die hierfür notwendigen Auslöser des paarungsbereiten ♀ ausführlich beschrieben. Die Partner laichen unter dem Schaumnest ab, wobei das ♂ sein ♀ umschlingt. Nach der Paarung löst das ♂ seine Umklammerung, und das ♀ zieht sich aus der Nähe des Nestes zurück. Da die Eier spezifisch leichter als Wasser sind, steigen sie zum Nest hoch. Eier, die noch im Wasser treiben, werden vom ♂ ins Maul genommen und zum Nest gebracht. Zu einem gesamten Laichvorgang gehören zahlreiche Paarungsakte, wobei mehrere hundert Eier abgelegt werden. Wenn der Laichvorrat des ♀ erschöpft ist, wird es vom ♂ verjagt. Um die Pflege des Laichs und der nach etwa einem Tag schlüpfenden Larven kümmert sich ausschließlich das ♂.

Das Brutpflegespucken der *C.-chuna*-♂ hängt mit dem Einsammeln der kleinen, glasklaren Eier zusammen, die nach dem Ablaichen unter dem großen, flächigen Schaumnest treiben. Das ♂ trägt die Eier normalerweise zu einem Laichhaufen zusammen. Dazu werden die Eier ins Maul genommen und dabei mit dem gleichen klebrigen Sekret umgeben, das auch die Luftblasen des Schaumnestes umgibt und haltbar macht. Die derart behandelten Eier bleiben aneinander haften. Solch ein kompakter Laichhaufen, der meist aus mehreren 100 Eiern besteht, ist gewöhnlich etwa kirschkerngroß. Ein aus besonders vielen Eiern zusammengesetzter Haufen hatte bei 9 mm Höhe einen Durchmesser von 25 mm. Die so zusammengetragenen Eier sind besser als vorher geschützt, da sie nun nicht mehr durch Wasserströmungen abgetrieben werden können. Bei nicht eingesammelten Eiern genügen dazu schon geringste Wasserbewegungen. Außerdem ist der kleine Laichklumpen für den ebenfalls kleinen Fisch leichter zu verteidigen als das ganze Schaumnest, das immerhin einen Durchmesser von 20 cm erreichen kann.

Viele *C.-chuna*-♂ erleichtern sich das Auffinden der unter dem Schaum treibenden Eier durch Wasserspucken. Sie spucken dazu eine Salve ES in die Luft. Das in das Schaumnest zurückfallende Spuckwasser reißt die unter dem Schaum schwimmenden Eier 1 bis 3 cm in die Tiefe. Sofort nach dem Spucken jagt das ♂ zu den nach unten treibenden Eiern, die durch die Bewegung jetzt wesentlich leichter aufzufinden sind als vorher.

Abbildung 14 gibt einen Spuckakt eines brutpflegenden *C.-chuna*-♂ und das anschließende Eieraufsammeln wieder. Die Bilder sind aus einem Film herausgezeichnet. Der zeitliche Abstand der aufeinanderfolgenden Bilder beträgt 0,22 sec. Tabelle 8 enthält ergänzende Daten zu den Bildern. Der

Spuckakt bestand aus 7 ES. Die Spuckfrequenz war, wie bei *C. chuna* üblich, außerordentlich hoch. Sie lag zwischen 11 und 18 ES/sec. Wie beim Beutespucken ist der Abstand zwischen den ES in der Mitte des Spuckakts am kürzesten. Ebenso ist die Kraft, mit der die ersten ES herausgepreßt werden, geringer als die der nachfolgenden.

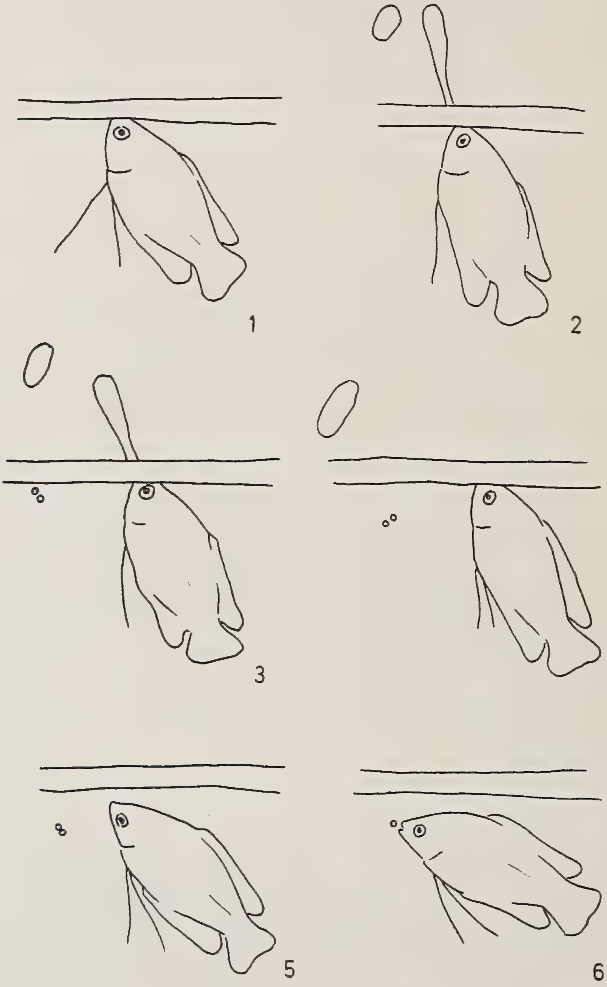


Abb. 14. Brutpflegendes *C.-chuna*-♂. Umrißgetreue Nachzeichnung nach Filmeinzelbildern. Zeitlicher Abstand von Bild zu Bild 0,22 sec. Bild 2 zeigt die ES 2 und 3, Bild 3 ES 4 und 5 und Bild 4 ES 7 (vgl. Tab. 8). Die Bilder 3—6 zeigen die durch den ES 3 ins tiefere Wasser gerissenen Eier, die sofort vom Fisch aufgenommen werden (Bild 6).

Tabelle 8: Brutpflegespucken von *Colisa chuna*. Auswertung eines aus 7 ES bestehenden Spuckaktes

(nach S 8-Film)

ES Nr.	Zeitdifferenz zu vorhergehendem ES (in sec)	β°	Spuckhöhe (in mm)	Spuckweite (in mm)	Bemerkung
1	—	62	10	15	
2	0,077	71	26	15	2 Eier ca. 1 cm tief ins Wasser gestrudelt
3	0,056	72	31	16	
4	0,067	70	29	22	
5	0,083	68	27	25	
6	0,083	66	24	28	
7	0,091	64	21	34	

Spuckhöhe und Spuckweite sind durch die Spuckkraft, die der Anfangsgeschwindigkeit der ES entspricht, und durch den Winkel γ bedingt. γ wird bei konstantem Winkel α durch den Winkel β bestimmt (vgl. hierzu Abb. 4). Die Angaben für β in der Tab. 8 zeigen, daß sich der Fisch während der ersten drei ES um 10° steiler gestellt hat, danach aber flacher. Der Winkel β verkleinert sich von 72° auf 64°. Eine Verkleinerung von β während eines Spuckakts kommt beim Beutespucken nur sehr selten vor (vgl. Tab. 4). Hier erweist sich das Verhalten als sinnvoll, denn durch das Flacherstellen nimmt die Spuckweite bei annähernd gleicher Spuckkraft zu, was eine Streuung der Einschlagstellen bedingt (vgl. Tab. 8, Spuckweite).

Colisa chuna neigt offenbar mehr als andere Aquarienfische zu Degenerationserscheinungen. Das drückt sich in Mißbildungen und Kleinwüchsigkeit aus und auch darin, daß die ♀ oftmals Schwierigkeiten haben, ihren Laich abzugeben. Das erschwerte meine Untersuchungen zum Brutpflegespucken, zumal das Spucken nicht bei allen Laichvorgängen zu beobachten ist. Daher können die im folgenden gezeigten Protokolle nicht als völlig typisch gelten. Die Anzahl der Scheinpaarungen (Umschlingungsreaktionen der Partner ohne erfolgten Eiausstoß) war größer als üblicherweise, die Zahl der Paarungen und der schließlich abgegebenen Eier dagegen geringer. Nach meinen Erfahrungen mit anderen *C. chuna*, bei denen diese Schwierigkeiten nicht aufgetreten waren (wo ich Filmaufnahmen gemacht hatte und daher kein so genaues Protokoll führen konnte), kann ich aber sagen, daß die Protokolle trotz der eben gemachten Einschränkungen typisches Spuckverhalten des brutpflegenden ♂ zeigen.

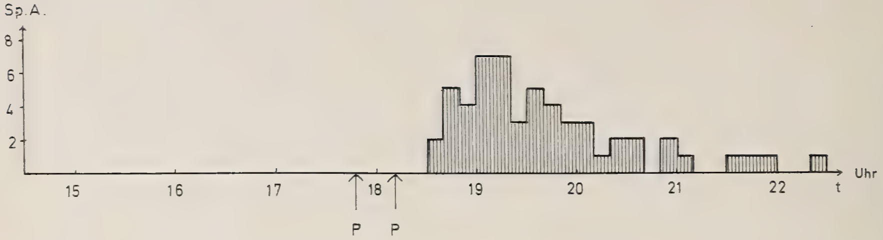


Abb. 15. Brutpflegespucken eines *C.-chuna*-♂. Die Höhe der Säulchen zeigt die Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) im Zeitraum von 10 Min. P = Paarung.

Ein *C.-chuna*-Paar wurde in einem gut bepflanzten Aquarium mit den Maßen 50 x 25 (Wasserfläche) x 28 cm gehalten.

Der erste Spuckakt erfolgte um 18.32 Uhr. Seitdem wurde genau Protokoll geführt. Nach der Anzahl der Spuckakte in jeweils 10 Min. entstand das Diagramm (Abb. 15). Der erste Spuckakt erfolgte 43 Min. nach der ersten Paarung und 21 Min. nach der zweiten. Es ist in diesem Zusammenhang interessant, daß die erste Paarung nur 4 Eier, die zweite jedoch ca. 30 Eier gebracht hat. Das Diagramm zeigt den Zusammenhang zwischen dem Beginn der Spuckakte und dem Vorhandensein einzusammelnder Eier. Man erkennt ferner, daß hier genau wie beim Beutespucken eine gewisse Anlaufzeit (hier $^1/_4$ Std) bis zum intensivsten Wasserspucken nötig war. Danach flaute die Spuckintensität langsam ab. Ein Grund für den langsamen Rückgang der Spuckakte kann im Abnehmen der Auslöser (vermutlich die abnehmende Zahl der einzusammelnden Eier) gesehen werden. Sicher spielen dabei aber noch zusätzlich, vielleicht sogar ausschließlich, Ermüdungserscheinungen eine Rolle. Am Tage nach dem Ablaichen wurden die Fische intensiv beobachtet. Es konnte kein einziger Spuckakt mehr festgestellt werden.

Die meisten Spuckakte fanden in der ersten Stunde nach Auftreten des ersten Spuckaktes statt. Abbildung 16 zeigt eine Skizze, die die Ausdehnung des Nestes angibt und die zeigt, wo, wann und wohin das *C.-chuna*-♂ während der ersten Stunde gespuckt hat. Es wird deutlich, daß die ersten Spuckakte direkt im Nestzentrum stattgefunden haben. Dort hatten die Paarungen stattgefunden, und dort waren gewiß die meisten Eier zu finden. Etwa an dieser Stelle wurden die Eier dann auch zum Laichhaufen zusammengetragen. In der zweiten halben Stunde spuckte der Fisch vorwiegend in den Außenbezirken des Nestes. Er spuckte meist von außerhalb in das Schaumnest hinein. So wurde er beim Spucken nicht durch die Schaumblasen des Nestes gestört. Auch vorher, als er im Nest selbst spuckte, mußte er sich schaumfreie Partien suchen, von denen er spucken konnte. Solche kleinen Lücken kommen in diesen Nestern häufig vor. Es

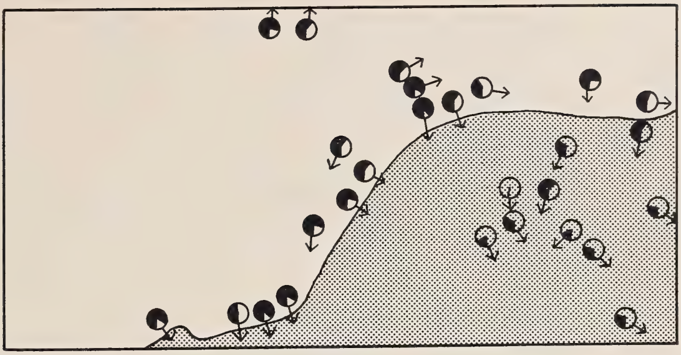


Abb. 16. Brutpflegespucken eines *C.-chuna-*♂. Derselbe Vorgang wie auf Abb. 15. Aufsicht auf die Wasserfläche des Aquariums (50 × 25 cm). Dunkle Fläche: Schaumnest. Diese Darstellung zeigt Ort, Richtung (Pfeil) und Zeitpunkt der Spuckakte für eine Stunde vom Zeitpunkt des ersten Spuckaktes an. Die schwarze Kreisfläche gibt an, wieviel Zeit seit dem ersten Spuckakt vergangen ist (ganz schwarz: 60 Min.).

fällt auf, daß der Fisch oft auch in Richtung auf die Aquarienscheiben spuckte. Wenn die auftreffenden Tropfen von der Scheibe ins Wasser rinnen, reißen sie oft die Eier mit in die Tiefe, die sich dort an der Grenzfläche angesammelt haben. Da das Oberflächenhäutchen des Wassers an hydrophilen Grenzflächen wenige Millimeter hochsteigt, sammeln sich dort die kleinen, unter dem Oberflächenhäutchen schwimmenden Eier besonders leicht an.

b) Wasserspucken beim Schaumerzeugen

Mehrmals habe ich bei schaumnestbauenden *Colisa-fasciata-*♂ Spuckakte beobachtet und auch gefilmt. Die Fische stellen sich zum Produzieren der Schaumblasen in charakteristischer Stellung am Wasserspiegel auf. Durch Abspreizen der Kiemendeckel saugen sie durch das weit geöffnete Maul, dessen Öffnung z. T. aus dem Wasser herausragt, zugleich sowohl Luft als auch Wasser in die Mundhöhle. Bruchteile einer Sekunde später werden durch Zusammenpressen der Kiemendeckel wieder Wasser und Luft aus dem Maul entlassen; die Luft aber in Form von sekretumhüllten Bläschen. Die Fische können minutenlang an der Wasserfläche stehen und auf diese Weise Schaum produzieren („Schaumschöpfen"). Nicht selten habe ich beobachtet, daß die gerade beschriebenen Pumpbewegungen übergangslos zu solchen Pumpbewegungen werden können, die typisches Wasserspucken bewirken. Das heißt also, daß das Wasser dann mit größerer Kraft aus dem Maul herausgepreßt werden muß. Man muß erwarten, daß die Kiemendeckel dazu schneller als beim Schaumabpressen zusammengedrückt werden. Tatsächlich geht das auch aus der Auswertung der Filmaufnahmen hervor. Es zeigt sich dabei, daß langsamere Schöpfbewegungen (Frequenz 2,6 bis 4,5) übergangslos durch Beschleunigen der Kiemendeckelbewegungen (Frequenz 7 bis 11) zum Wasserspucken führen können. Die Spuckakte sind ebenso wie beim Beute- und Brutpflegespucken aus mehreren ES zusammengesetzt.

Ich glaube, daß das Wasserspucken in diesem Fall keine „sinnvolle" Funktion zu erfüllen hat. Es ist offenbar rein mechanisch durch die übermäßige Frequenzerhöhung beim Schaumproduzieren entstanden. Letzteres könnte durch besonders hohe reaktionsspezifische Energie bewirkt sein.

V. Diskussion zur Evolution des Wasserspuckens bei Arten der Gattung *Colisa*

Beim Beutespucken der *Colisa*-Arten konnten nur quantitative Unterschiede zwischen den Arten aufgewiesen werden. Zweifellos handelt es sich dabei um homologe Verhaltensweisen. Hierzu ist wohl auch das nicht näher untersuchte Beutespucken von *Trichogaster trichopterus* homolog.

Ich sehe zwei Wurzeln, aus denen das Beutespucken der *Colisa*- und *Trichogaster* — Arten entstanden sein könnte.

a) Spucken beim Schaumschöpfen. Mehrmals wurde beobachtet, daß das Schaumschöpfen bei *Colisa fasciata* übergangslos zu Pumpbewegungen führte, die typisches Wasserspucken bewirkten (s. o.) Gegen diese Ableitung spricht die Geschlechtsgebundenheit des Schaumschöpfens. Beutespucken wird dagegen bei beiden Geschlechtern beobachtet. Wahrscheinlicher erscheint mir die folgende Ableitung.

d) Futterschöpfen. Auf diese spezifische Verhaltensweise der Fadenfische war bisher nicht näher eingegangen worden. *Colisa*- und *Trichogaster*-Arten (aber auch einige Fische aus anderen Familien) können durch Saugbewegungen mit den Kiemendeckeln kleine Partikel von der Wasseroberfläche abschöpfen. Der Mechanismus dieser Saugbewegungen ist ohne Zweifel bei allen *Colisa*- und *Trichogaster*-Arten identisch. Er ist nur schwer zu durchschauen, da das Wasser während des Pumpens sowohl durch die Kiemenöffnungen als auch durch die Maulöffnungen in beiden Richtungen strömt. Ich habe bei der Filmanalyse versucht, die Schließ- und Öffnungsbewegungen von Maul und Kiemendeckeln zu verfolgen und auf Grund dieser Verhältnisse die Wasserströmungen in der Maul- und Kiemenhöhle zu rekonstruieren (Abbildung 17 a und b).

Bei 1 ist das Maul noch weit geöffnet, die Kiemendeckel sind fest geschlossen. Bei 5 wird das Maul schnell geschlossen, und die Kiemendeckel werden langsam geöffnet, wodurch Wasser durch die Kiemenöffnun-

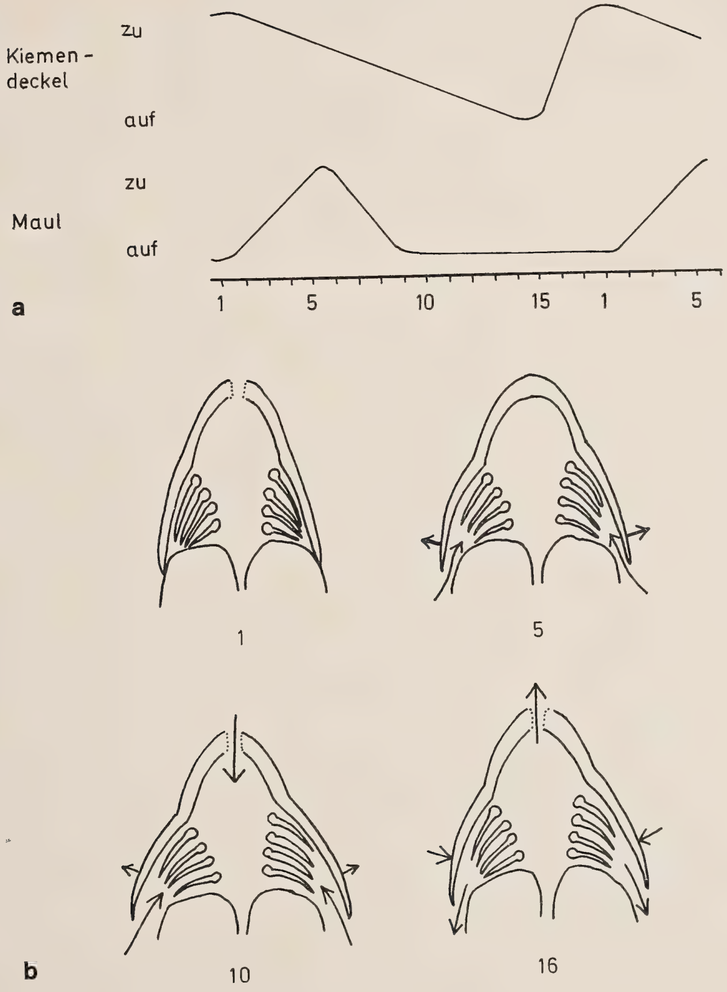


Abb. 17. Futterschöpfen eines *Trichogaster leeri.* Analyse nach 16 mm-Film (48 Bilder/sec.)

a) Schließ- und Öffnungsbewegungen von Maul und Kiemendeckeln. Die Zahlen entsprechen jeweils einem Filmeinzelbild und damit einem zeitlichen Abstand von $^1/_{48}$ sec.

b) Horizontalschnitt durch die Maul- und Kiemenhöhle während des Futterschöpfens (schematisch; die Maulöffnung gestrichelt, da sie in diesem Schnitt eigentlich nicht erfaßt wird). Die Zahlen beziehen sich auf die entsprechenden Stadien in Abb. 17 a. Die Pfeile zeigen die jeweiligen Strömungsrichtungen des Wassers an sowie die Bewegungen der Kiemendeckel.

gen angesaugt wird. Bei 8 ist das Maul bereits wieder auf, während das Öffnen der Kiemendeckel weitergeht. Durch den jetzt entstehenden Unterdruck wird nicht nur durch die Kiemenöffnungen, sondern auch durch das Maul Wasser angesogen. Bei 17 ist das Maul immer noch geöffnet. Jetzt werden die Kiemendeckel schnell geschlossen, wodurch sowohl aus dem Maul, als auch aus den Kiemenöffnungen Wasser herausgepreßt wird. Von etwa 7 bis 14 wird also der Wasserfilm mit den darauf schwimmenden Futterteilchen durch die Maulöffnung aufgenommen. Bei 14 kehren sich die Strömungsverhältnisse um, da das Wasser in der Mundhöhle durch den Druck der Kiemendeckel herausgepreßt wird. Was mit den Futterteilchen im Innern des Maules geschieht, kann ich nicht sagen.

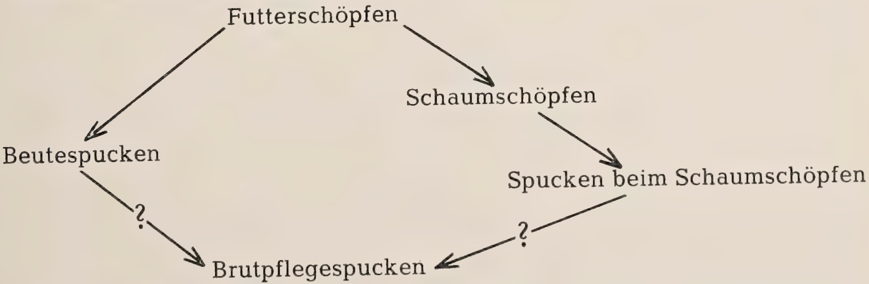
Das Futterschöpfen kann man mit einem einfachen Modell nachahmen, z. B. mit einem kleinen Gummiball, in den drei Öffnungen hineingeschnitten sind, die die Funktionen von Maul- und Kiemenöffnungen demonstrieren. Wenn eine Öffnung an die Wasser-Luft-Grenze gehalten wird, die beiden anderen unter Wasser, dann kann man mit langsamen Pumpbewegungen die oben beschriebenen Strömungsverhältnisse erzielen. Wenn man diese Pumpbewegungen verstärkt und vor allem beschleunigt, kann man mit diesem Modell typisches Wasserspucken nachahmen. Dabei kann die „Maul"-Öffnung ruhig aus dem Wasser herausragen. Dann muß das Wasser beim Öffnen und Abspreizen der Kiemendeckel nach dem Prinzip „verbundener Gefäße" durch die Kiemenöffnungen nachströmen. Der beschriebene Mechanismus zeigt, daß keine morphologischen Spezialanpassungen für das Wasserspucken vorhanden sein müssen. Anatomische Untersuchungen zeigten auch keine Besonderheiten im Bau der Maul- und Kiemenhöhle der Anabantiden, die mit dem Spucken in Verbindung gebracht werden könnten. Von der Morphologie her müßte jeder Fisch nach *Colisa*-Art spucken können.

Ich bin der Meinung, daß zumindest das Beutespucken aus dem Futterschöpfen hervorgegangen ist. Tatsächlich kann man auch in einzelnen Fällen bei futterschöpfenden Fischen sehen, daß bei schnellem Schließen der Kiemendeckel ein Wassertropfen über den Wasserspiegel steigt. Ein noch gewichtigeres Argument scheint mir jedoch eine andere Beobachtung zu sein: In etwa der Hälfte der Fälle wird der Spuckakt eines Beutespuckers durch solche Schöpfbewegungen an der Wasseroberfläche eingeleitet, während der Fisch schon das Beuteobjekt anvisiert. Es wird bei diesen Schöpfbewegungen natürlich kein Futter wie beim echten Futterschöpfen aufgenommen. Mit dem Schnellerwerden der Kiemendeckelbewegungen werden schließlich die ES herausgepreßt. Abbildung 8 zeigt, daß mit zunehmender Frequenz des Kiemendeckelschließens (abzulesen an den Abständen der schwarzen Quadrate unter der Zeitabszisse) aus den Schöpfbewegungen Wasserspucken entsteht.

Aufschlußreich ist auch das Verhalten von regelmäßig und häufig futterschöpfenden Fischen, bei denen noch kein Wasserspucken beobachtet werden konnte: *Trichogaster leeri*, aber auch andere *Trichogaster* -Arten, reagieren auf Beuteobjekte im Luftraum, indem sie sich durch binokulares Anpeilen der Beute auf sie ausrichten und dann intensiv futterschöpfen. Es hat den Anschein, als wollten sie auf diese Weise die Beute erlangen. Eine Beschleunigung der Schöpfbewegungen würde zum Wasserspucken führen.

Weiterhin spricht für diesen Ableitungsversuch, daß alle wasserspukkenden Arten auch futterschöpfen können. Dagegen konnte ich bei den Arten der Gattungen *Trichopsis, Belontia, Betta* und *Macropodus* nie Futterschöpfen beobachten oder dieses Verhalten im Versuch auslösen. Das würde erklären, warum bei ihnen auch kein Beutespucken beobachtet werden konnte. In diesem Zusammenhang sollte auch erwähnt werden, daß sie auch den Schaum für ihre Nester auf völlig andere Weise produzieren als die *Colisa*-Arten. Von *Belontia* kann ich letzteres allerdings nicht sagen, da ich Fische aus dieser Gattung noch nicht beim Schaumnestbau beobachtet habe. Die Schaumnester der *Trichopsis-, Macropodus-* und *Betta*-Arten bestehen aus einzeln zusammengetragenen Blasen, die jeweils durch einmaliges Luftaufnehmen entstanden sind. Beim Schaumerzeugen der Arten der Gattung *Colisa* gibt es zwar artspezifische Unterschiede, doch sind für alle *Colisa*-Arten die bei *C. fasciata* beschriebenen Schöpfbewegungen typisch (vgl. S. 97). Offenbar gleicht das Schaumschöpfen in der Mechanik dem Futterschöpfen. Ich möchte es daher wie das Beutespucken vom Futterschöpfen ableiten.

Wie bereits auf S. 97 erwähnt, kann das Schaumschöpfen bei Frequenzerhöhung in Wasserspucken übergehen. Es ist daher denkbar, daß sich hieraus das Brutpflegespucken entwickelt hat. Ebensogut ist aber auch eine Ableitung des Brutpflegespuckens von Beutespucken möglich. Somit ergäbe sich das folgende hypothetische Ableitungsschema für das Wasserspucken der Fadenfische:



Es spricht m. E. einiges für die Hypothese, daß das Wasserspucken der Anabantiden vom Futterschöpfen abzuleiten ist. Ich bin jedoch sicher, daß das dem Beutespucken der Fadenfische analoge Beuteschießen der Schützenfische auf andere Art entstanden ist.

Zusammenfassung

1. Wasserspucken als arttypisches Verhalten konnte bei einigen Arten der Familie Anabantidae erstmals nachgewiesen werden *(Colisa lalia, C. fasciata, C. chuna, Trichogaster trichopterus)*. Für die Untersuchung wurden 280 m Filmaufnahmen hergestellt und ausgewertet.
2. Die Anabantiden spucken im typischen Fall in Salven. Ein derartiger Spuckakt setzt sich aus 1—13 Spucktropfen (ES) zusammen.
3. Die Spuckfrequenz (Anzahl der ES/sec) ist arttypisch. Sie nimmt mit zunehmendem Alter der Fische ab. Die maximale Spuckhöhe entspricht etwa der Gesamtlänge eines Fisches. Bei Artbastarden *(Colisa fasciata × lalia)* war eine Intensivierung des Spuckvermögens festzustellen.
4. Das Wasser wird durch Abspreizen der Kiemendeckel angesaugt und durch deren Zusammendrücken aus dem Maul herausgepreßt.
5. Das Wasserspucken dient in den meisten Fällen dem Erwerb von Beuteobjekten im Luftraum (Beutespucken). Das Beutespucken tritt bei beiden Geschlechtern auf.
6. Zum Beutespucken schwimmen die Fische möglichst senkrecht unter das Beuteobjekt. Dann wird wegen der kurzen Entfernung die Spuckkraft am besten ausgenutzt und die Wirkung der Lichtbrechung weitgehend ausgeschaltet. Unter diesen Umständen werden die besten Trefferfolge erzielt.
7. Der Winkel zwischen der Körperlängsachse der Fische und der Spuckrichtung ist weitgehend konstant. Oft stellen sich die Fische während eines Spuckaktes steiler. Dadurch wird die Spuckrichtung kontinuierlich geändert, was die Trefferwahrscheinlichkeit beim Beutespucken erhöht.
8. Schlüsselreiz beim Beutespucken ist ein nicht zu großes Objekt im Luftraum. Sein Auslösewert wird durch leichte Bewegung und niedrigeren Abstand vom Wasserspiegel gesteigert. Farbe und Form eines Objektes sind nur von geringer Bedeutung. Die Beute wird erst im Wasser auf ihre Freßtauglichkeit geprüft.
9. Das Beutespucken ist desto leichter auszulösen, je häufiger die Fische vorher schon gespuckt haben (Anfangsreibung). Das Erstauslösen des Spuckverhaltens ist am schwierigsten. Der biologische Sinn dieses Verhaltens wird diskutiert.
10. Eine direkte Abhängigkeit der Spuckbereitschaft vom Spuckerfolg konnte nicht nachgewiesen werden. Dennoch kann der AAM offenbar durch Erfahrungen verändert werden und dabei an Spezifität gewinnen.
11. Brutpflegende *Colisa-chuna*-♂ erleichtern sich nach dem Ablaichen das Einsammeln der Eier oft durch Wasserspucken (Brutpflegespucken).
12. Es wird versucht, das Wasserspucken der Anabantiden vom Futterschöpfen an der Wasseroberfläche abzuleiten. Diese Art des Futtererwerbs wird eingehend in seiner Mechanik beschrieben. Die Zusammenhänge zwischen Futterschöpfen und Beutespucken werden diskutiert.

Summary

1. Spitting of water as a specific behaviour was first detected in some species of the Fam. Anabantidae *(Colisa lalia, C. fasciata, C. chuna, Trichogaster trichopterus)*. In order to study this 280 m film shots were produced and evaluated.
2. A characteristic of the anabantids is that they spit in bursts. Such an act of spitting consists of 1—13 drops of spit (ES).

3. The frequency of spitting (number of ES/sec) is specific. It decreases as the fishes grow older. The maximum height reached by the spit correspondends roughly to the full lenght of a fish. In hybrids *(Colisa fasciata* × *lalia)* an intensification of the capacity to spit was observed.
4. By expanding the opercula the fish sucks in water and by contracting it forces the water out of its mouth.
5. In most cases the spitting of water is a means for catching objects of prey in the air (Spitting for prey). This spitting appears in both sexes.
6. When spitting for prey, the fishes swim as far as is possible vertically below the object. Because of the short distance the power of the spit can so be put to the fullest use and the effects of refraction of light considerably eliminated. These conditions are most favourable for successfully reaching the target.
7. The angle between the longtitudinal angle of the fish's body and the direction of the spit is predominantly constant. Often while in the act of spitting the fish stibbens its body into an even more vertical position. Thus increases the likehood of the fish reaching its target when spitting for prey.
8. Sign stimulus is a small object in the air (Spitting for prey). Gentle movement and a short distance from the surface increase its releasing value. The colour and form of an object are minor importance only. The fish does not decide on the fitness and quality of the object of prey as food until it is in the water.
9. The more frequently the fishes have already spat for prey, the more easier this becomes. The first process of spitting is most difficult. The biological significance of this behaviour is discussed.
10. A direct dependance of the motivation to spit on the success of the process could not be proved. However the innate releasing mechanism can apparently be altered by experience, thereby increasing in specificness.
11. Masculine *Colisa chuna* frequently render the collecting of eggs after spawning easier by spitting water.
12. An attempt is made to relate the spitting of water in anabantids to the obtaining of food from the surface. The mechanics of this method of obtaining food is described in detail. The connections between the obtaining of food and the spitting for prey are discussed.

Literatur

Brecher, G. A. (1932): Die Entstehung und biologische Bedeutung der subjektiven Zeiteinheit, — des Moments. Z. vgl. Physiol. 18: 204—243

Forselius, S. (1957): Studies of Anabantid Fishes. Zool. Bidr. Uppsala 32: 93—597

Hediger, H., und H. Heusser (1961): Zum „Schießen" des Schützenfisches, *Toxotes jaculatrix.* Natur u. Volk 91: 237—243

Hoffmann, H. (1967): *Colisa chuna* ist empfehlenswert. Die Aquarien- u. Terrarien-Zeitschr. 20: 172—173

Lamprecht, J. (1971): Verhalten. In. Das Leben, 591—653. Herder; Freiburg, Basel, Wien

Lissmann, H. W. (1932): Die Umwelt des Kampffisches (*Betta splendens* Regan). Z. vgl. Physiol. 18: 65—111

Lüling, K. H. (1958): Morphologisch-anatomische und histologische Untersuchungen am Auge des Schützenfisches *Toxotes jaculatrix* (Pallas 1766) (Toxotidae), nebst Bemerkungen zum Spuckgehaben. Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 529—610

— (1969): Das Beutespucken von Schützenfisch *(Toxotes jaculatrix)* und Zwergfadenfisch *(Colisa lalia)*. Bonn. Zool. Beitr. 4: 416—422

Meinken, H. (1970): Labyrinthfische. In: Grzimeks Tierleben V, 215—226. Kindler, Zürich.

Neupert, D. (1968): Die Gattung *Colisa* (Cuv. u. Val.). Aquarien-Terrarien 15: 208

Piccioli, A. R. (1964): Sexual and nest discrimination in anabantid fishes of the genera *Colisa* and *Trichogaster*. Ecol. Monogr. 34: 53—77

Quitschau, K. (1970): Warum spuckt *Colisa chuna*? Aquarien-Terrarien 17: 112—115

Richter, H. J. (1970): „Schützenfisch" — *Colisa lalia*. Aquarien-Terrarien 17: 97

Schröder, H. (1969): Spuckt nur der Schützenfisch? Eine Ergänzung. Aquarien-Terrarien 16: 312

Schwabe, R. (1968): Spuckt nur der Schützenfisch? Aquarien-Terrarien 15: 101

— (1969): Zum Spucken von *C. labiosa* und *T. trichopterus*. Aquarien-Terrarien 16: 312

Vierke, J. (1969 a): Zielstrebige Spuckhandlung eines Zwergfadenfisches *(Colisa lalia)*. Bonn. Zool. Beitr. 4: 408—414

— (1969 b): „Schützenfisch" *Colisa lalia*. Die Aquarien- und Terrarien-Zeitschr. 22: 300—304

— (1970): Das Spucken der Labyrinthfische. Aquarien-Terrarien 17: 224—227

— (1971): Spuckende Fische. Aquarien-Magazin 5: 67—69

— (1972): Halb *lalia*, halb *fasciata*. Das Ergebnis einer Artkreuzung. Aquarien-Magazin 6: 156—160

— (1973): Schützenfische. Aquarien-Magazin 7, H. 8.

Wickler, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. 13: 303—365

— (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G.: Die Evolution der Organismen. 420—507. Fischer, Stuttgart.

Nachtrag

Nach Abschluß dieser Arbeit konnte ich noch eine Beobachtung machen, die die Beziehungen zwischen Beute- und Brutpflegespucken deutlicher werden läßt.

Direkt nach dem Ablaichen eines *C.-lalia*-Paares wurde das brutpflegende ♂ entfernt und das Schaumnest mit dem Laich dem ♀ überlassen. Das ♀, das normalerweise durch das ♂ vom Nest ferngehalten wird, begann wenig später damit, das Nest zu zerstören und den Laich zu fressen. Zum Auffinden der Eier bediente es sich der Methode, die bisher nur bei brutpflegenden *C.-chuna*-♂ beobachtet wurde (S. 92 ff.). Während einer Stunde wurden ca. 40 Spuckakte beobachtet. Bei früheren gleichartigen Experimenten hatten kannibalische *C.-lalia*-♀ ihre Eier nicht auf diese Weise gesucht. Es handelt sich hierbei also um eine neue Variante des Beutespuckens.

Anschrift des Verfassers: Dr. Jörg Vierke, 225 Husum, Adolf-Menge-Str. 22

Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluß von Ameisen

Von

HARTWIG KUNKEL

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn

Einleitung

Der Kot (= Honigtau) von Aphiden und ihren Verwandten spielt in der Ökologie vieler Insektengruppen eine bedeutende Rolle (Zoebelein 1956). Fast alle mitteleuropäischen Ameisenarten sind von diesem Kot obligat abhängig: Wo keine Pflanzenläuse siedeln, können auch die meisten Ameisenarten nicht leben. Wellenstein (1967) z. B. wies darauf hin, daß in einem europäischen Douglasien-Wald *Formica*-Arten nicht existieren können.

Vielfach sind die Ameisen dazu übergegangen, den Kot direkt von der Anusregion der Pflanzenläuse zu holen; mit diesem Verhalten sollte der Begriff „Trophobiose" definiert sein (Kloft 1959). So geht weder nennenswert Wasser verloren, noch haben die Mikroorganismen die Chance, den Tropfen als Substrat zu erobern. Für die Aphiden auf der anderen Seite ist ein Schutz gegen Räuber und Parasiten von Vorteil. Diese Vorstellung wird heute allgemein akzeptiert. Wenn auch der Wirkungsgrad sehr verschieden hoch liegen kann (u. a. Bänsch 1964), dürfte hier die Selektion ansetzen, welche die Aphiden zur Trophobiose geführt hat. Eine zweite Hypothese, daß nämlich die Ameisen „nützlich" für die Entfernung des Kotes seien (Darwin 1872), ist schwerer zu beweisen, da andererseits viele Pflanzenläuse durch Änderung ihres Kotabgabe-Verhaltens gerade in diesem Zusammenhang erst in eine Abhängigkeit zu den Ameisen gelangten (s. u.).

In einer vorhergehenden Arbeit (Kunkel 1972) sind die drei bei den Aphidina bekannten Modi des Kotens geschildert worden.

Morphologische Veränderungen im Zusammenhang mit der Trophobiose

Das Bestreben der Aphiden muß es sein, den Ameisen den Kottropfen leicht zugänglich zu präsentieren, ohne selbst in die verstärkte Gefahr zu kommen, sich mit dem klebrigen Saft zu verschmieren. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben, sollen hierzu einige morphologische Merkmale, die Veränderungen gegenüber nicht in Trophobiose lebenden Aphiden aufweisen, vorgebracht werden.

1. *Verlust der Wachsfädenproduktion*

Ein Zusammenhang zwischen dem Verschwinden der Wachsdrüsen und der Trophobiose dürfte nur bei den Pemphigidae zu suchen sein, einer Gruppe, bei der der Kot sonst von Wachsfäden aufgefangen wird. Der Verlust bei anderen Familien läßt sich anders erklären (Kunkel 1972). Unter den Pemphigiden sind einige wenige Arten aus der ökologischen Gruppe der Wurzelläuse davon betroffen. Zwölfer (1957 58) führt für Mitteleuropa 10 Species auf. Die weitgehende Einstellung der Wachsfädenproduktion bringt die Wurzelläuse in eine Abhängigkeit von den Ameisen, die aber niemals vollständig ist. Wachsfäden allein scheinen andererseits die Ameise nicht daran zu hindern, eine Trophobiosebeziehung aufzunehmen. So konnte ich bei dem an der Rinde der Esche siedelnden *Prociphilus fraxini* (Htg.) *Lasius niger* L., wiederholt *Leptothorax*-Arten (*L. tuberum* Fabr. u. a.) und vor allem *Myrmica sulcinodis* Nyl. beobachten. Letztere standen radial um die kleinen *Prociphilus*-Kolonien herum, kletterten auch über diese mit Wachsfäden bedeckten Gruppen hinweg, wobei vereinzelt die Ameisen von Wachsfäden umhüllt wurden. Das stärkste Interesse schienen allerdings die Pemphigiden am Kolonierand zu erwecken, bei denen offenbar die Wachsfäden am Anus weggeräumt worden waren.

2. *Vermehrung der Körperbehaarung*

a) Rumpf

Ursprünglich sind dorsal 6 Haarreihen, in gleicher Anordnung wie die dorsalen Wachsdrüsen, anzunehmen. Bei den meisten Aphiden im engeren Zusammenleben mit Ameisen wird die Behaarung vermehrt und verstärkt, möglicherweise um eine Kotverschmierung am Körper herabzusetzen. Vielleicht wirken noch andere Faktoren, die z. B. beim Erobern der Baumrinde als neues Siedlungsgebiet auftraten, in die gleiche Richtung. Der Annahme Börners (1952) und Quednaus (1954), daß die ungeordnete, vermehrte Behaarung bei den Aphiden ursprünglich sei, kann ich mich nicht anschließen.

b) Perianale Behaarung

Mit der Körperbehaarung (selten auch unabhängig davon, s. Zwölfer 1957/58), vermehren sich die Haare um den Anus, was für die Abnahme des Kottropfens direkt vom Aphidenkörper von Vorteil ist. Die eng mit

Ameisen zusammenlebenden Aphiden heben beim Koten ihr Abdomen seltener oder überhaupt nicht mehr. Bei den entsprechenden Pemphigiden wird der Kot nicht mehr von Wachsfäden gehalten. So muß der Tropfen sehr viel stärker gestützt werden. Die perianalen Haare bilden hier in einer deutlichen Weise ein korbartiges Gebilde (Mordvilko 1907; Borstenkörbchen nach Schmidt 1952; Haarkranz nach Zwölfer 1957/58). Schmidt spricht sogar von einem Trophobioseorgan. Ich möchte hier betonen, daß es sich um eine Vermehrung der auch schon für Aphiden, die niemals in Trophobiosebeziehung stehen, wichtigen perianalen Haare handelt.

c) Tibienbehaarung

Bei enger Bindung an Ameisen kann aus weiter unten erörterten Gründen die Förderung der dorsalen Tibienhaare (Kunkel 1972) rückgängig gemacht werden. Als nachfolgende Stufe vermehrt sich die Anzahl der Tibienhaare insgesamt; sie werden z. T. auch verstärkt. In Familien mit ursprünglich 6 Haarreihen der Tibien wird die Reihung unkenntlich. Die sog. Rastralborsten (nach Börner und Heinze 1957: laterale Reihe kurzer, rechtwinklig abstehender Haare an der Hinterseite der Hintertibien) verlieren bei diesen Vorgängen ebenfalls ihre Spezialisierung. Auch hier muß ich also im Gegensatz z. B. zu Börner einen Verlust des Ordnungsmusters und der Spezialisierung annehmen. Zu diesem Ergebnis komme ich vor allem durch Untersuchungen an den Lachniden, deren Arten in unterschiedlichen Stufen der Trophobiose stehen.

3. *Reduzierung der Siphonen* (s. auch Mordvilko 1907)

Primär wandelt sich die Röhrchenform der Siphonen höherer Familien zu festsitzenden Kegeln. Bei noch engerer Bindung an Ameisen können sie über weitere Reduktionsformen, wie die durchaus noch funktionsfähigen Poren, völlig verlorengehen. Ihre Verteidigungsfunktion übernehmen die Ameisen.

4. *Reduzierung der Cauda*

Die „Knöpfchencauda" und die „zungenförmige Cauda" der Adulten weicht zugunsten einer larvalen, schmalen und ± halbkreisförmigen Cauda. Ursprünglich sollte sie wohl bei aufgerichtetem Abdomen das Dorsum vor einem eventuell abrollenden Kottropfen schützen (Kunkel 1972). In enger Trophobiosebeziehung bleibt das Abdomen beim Koten überwiegend unten, worauf später noch einmal hingewiesen wird.

Mordvilko (1907) äußerte die wohl sehr gewagte Hypothese, daß im entgegengesetzten Fall die extrem lange Cauda vieler Aphididae entwickelt worden sei, um Ameisen abzuwehren.

5. *Deformation der Flügel durch Ameisen*

Die aufgeführten morphologischen Veränderungen dienen überwiegend dem leichteren Zugang zum Kottropfen. Zu diesem Ziel führt ebenfalls ein interessantes Verhalten der Ameisen gegenüber alaten Aphiden. Ihre Flügel bedecken dachförmig den Hinterleib und ragen beträchtlich über das Hinterleibsende hinaus, so daß das Prinzip, den Kottropfen schnell und sicher übergeben zu können, nicht gewährleistet ist. Im allgemeinen vernachlässigen die Ameisen Geflügelte. Wenn aber die Anzahl der Aphiden zu jener der Ameisen gering ist, können die Flügel kurz über der Wurzel abgebissen werden. Mordvilko (1907, er erwähnt auch andere Autoren) und Zwölfer (1957) zählen Anoeciiden- und Traminen-Species auf, ebenso die Aphidide *Anuraphis farfarae* (Koch), alle zur ökologischen Gruppe der Wurzelläuse gehörend.

Auf eine andere Art kam *Formica lugubris* Zett. bei der Rindenlachnide *Cinara „piceicola* Chol." (= *Cinaropsis-cistata-* und *C.-viridescens*-Komplex sensu Börner, Kl. Arber, Bayer. Wald) zum Ziel. Ihre Flügel wurden durch Bisse so bearbeitet, daß das Abdomenende mit dem Kottropfen zugänglich war. Entweder werden die dachförmig über das Abdomen gehaltenen Flügel abgeflacht, oder der über den Hinterleib hinausragende Teil wird gestaucht und umgeklappt (Abb. 1). Flügeldeformationen durch Ameisen fand ich auch in einigen Kolonien der *Symydobius oblongus* (v. Heyd.).

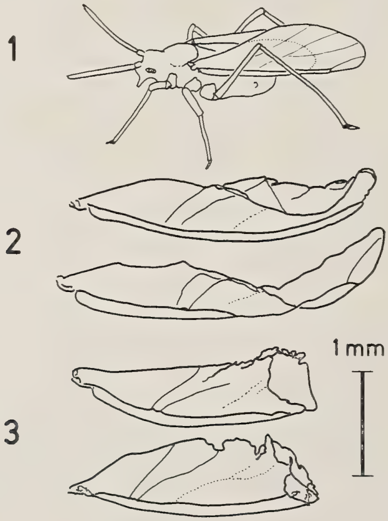


Abb. 1. Die Vorderflügel der Rindenlachnide *Cinara „piceicola* Chol." sind von *Formica lugubris* Zett. durch Bisse bearbeitet worden. (1) Schematische halbschräge Aufsicht auf die Lachnide zeigt, wie der Anus am Körperende verdeckt wird. Hinterflügel (punktiert) schimmern hindurch. (2) Die Vorderflügel sind abgeflacht. (3) Die Vorderflügel sind in ihrem über den Körper hinausragenden Teil gestaucht worden. Maßstab gilt für (2) u. (3).

Veränderung der Kotabgabebereitschaft

Um die Kotabgabe der Aphiden mit der Bereitschaft der Ameisen, den Kottropfen aufzunehmen, zu koordinieren, muß zwischen beiden Insektenarten ein gewisser Grad an Kommunikation herrschen. So können die Aphiden durch das Kotvorspiel (Abdomenaufrichten, Pendeln der Beine) ihre Kotabgabebereitschaft signalisieren. Extremer in Trophobiose lebende Aphiden reduzieren allerdings häufig dieses Vorspiel bis auf eine leichte Unruhe, wie schwache Antennenbewegungen (s. u.). Wahrscheinlich werden die Ameisen auch durch das wiederholte Ausscheiden und Wiedereinziehen des Kottropfens aufmerksam. Jenes Verhalten ist bei den Aphiden weitverbreitet (Kunkel 1972). Es kann sich mit einer Frequenz von etwa 2 Hz minutenlang (bei *Anoecia* sp. auf *Cornus sanguinea* teilweise über 5 min) hinziehen. Eine Ameise unterbricht dann durch Kontakt mit ihren Antennen (oder auch Maxillarpalpen) den normalen Verhaltensablauf des Kotens. Das Signalisieren der Kotabgabebereitschaft scheint vor allem in denjenigen Kolonien wichtig zu sein, in denen das Verhältnis: Anzahl der Aphiden zu Anzahl der Ameisen sehr groß ist (Tab. 1). Hier halten die Aphiden den Kot zurück, wenn er nicht gleich abgeholt wird.

Tabelle 1. Verhaltensweisen bei Ameisen und Aphiden auf der Pflanze in den beiden extremen Fällen der Zahlenrelation zueinander

Aphiden übertreffen die Ameisen weit an Zahl	Zahlenrelation Aphiden zu Ameisen geht gegen 1
Ameisen	Ameisen
Tendenz, an einem Ort zu sitzen, nur leichte Antennen- (oder Maxillarpalpen-)Bewegung. Reagieren (wohl optisch) nur auf „Anbieten" der Aphiden mit Hinzueilen, kurzem Betasten und Abnahme des Kottropfens.	Laufen in der Kolonie umher und betasten häufig und intensiv die Aphiden mit Antennen (oder Maxillarpalpen).
Aphiden	Aphiden
1. Halten den Kot zurück, je nach Species verschieden lang.	1. Geben den Kot u. U. „vorzeitig" ab.
2. Viele Species reagieren bei geringem mechanischem Reiz mit Kotabgabe. Manche zeigen „Anbiete"-verhalten (Hochheben des Abdomens, Hinterbeinbewegungen, Kot wird ein- und ausgestoßen). Unruhe.	2. Wehren heftig in ihrer unspezifischen Abwehrreaktion ab.
3. Unruhe endet in Abschleudern, Abspritzen oder Abscheiden des Kotes. U. U. Abwandern der Tiere.	3. Ursprüngliches Kotabgabe-Verhalten (z. B. Hochheben des Abdomens) tritt z. T. nicht in Erscheinung.

Im entgegengesetzten Fall scheiden sie vorzeitig ein kleineres Volumen ab, wenn eine Ameise Kontakt mit ihnen aufnimmt. Der Reiz von seiten der Ameisen muß sehr spezifisch sein, denn er ist bei vielen Aphiden nicht durch einen anderen mechanischen Reiz zu simulieren. So gelang es etwa Darwin (1872) nicht, seine von Ameisen besuchte Blattlaus auf Sauerampfer mit einem Haar zum Koten zu veranlassen. Bei *Aphis fabae* Scop. mißlang es mir. Einen Erfolg hatte ich aber bei einer Reihe von Aphiden, die enger und spezialisierter in Trophobiose leben. Folgende Arten ließen sich in vielen Fällen und häufig auch mehrere Male hintereinander zum Koten provozieren: *Prociphilus fraxini* (Htg.), *Anoecia* spec. an *Cornus sanguinea, Glyphina schrankiana* Börn., *Symydobius oblongus* (v. Heyd.) und viele Lachniden (Cinarini Börn.). Der Kontakt läßt sich also bei diesen Species durch einen zarten mechanischen Reiz, etwa mit einem Grashalm, nachahmen. Ein letzter Tropfen am Anus wird meistens wiederholt wieder eingezogen, falls er nicht entfernt wird.

Die große Bereitschaft, Kot abzugeben, deutet auf eine zwischenartliche Funktion hin. Dies wird auch durch Untersuchungen an Wurzelläusen mit besonders enger Bindung an Ameisen *(Lasius flavus* [Fabr.], *L. umbratus* Nyl., *Tetramorium caespitum* [L.]) bestätigt. Jene geben auf mechanischen Reiz sogar dann einen Kottropfen ab, wenn sie frei umherlaufen. Für Aphiden ist dieses Verhalten ungewöhnlich.

Sonst koten außerhalb der Freßphase alle bisher daraufhin untersuchten Aphididen nur noch in einer Situation: Stört man sie oder entfernt sie gewaltsam von der Wirtspflanze, so halten die meisten Individuen innerhalb eines Zeitraumes von etwa 5 min im Weglaufen ein, richten ihr Abdomen nur wenig auf und geben Kot ab. Auf stärkerem Reiz (Pressen mit einer Pinzette, Erwachen aus einer Äthernarkose) kann neben Siphonenexudat auch ein Kottropfen ausgeschieden werden.

Sehr bereitwillig auf schwachen Reiz hin geben dagegen Wurzelläuse in spezialisierter Trophobiose ihren Kot ab. Sie leben im Winter häufig unabhängig von ihrer Wirtspflanze im Ameisennest. Zu ihnen gehören die Pemphigiden *Forda formicaria* v. Heyd., *F. marginata* (Koch), *Geoica utricularia* (Mordv.), *Smynthurodes betae* Westw. und *Paracletus cimiciformis* v. Heyd. Letztere gibt nach meinen Beobachtungen bei aufeinanderfolgenden Reizen bis zu 5 recht ansehnliche Tropfen ab, obwohl sie frei im Nest umherläuft (s. dagegen Zwölfer 1957/58). Zur Gruppe gehören weiterhin die Tramini Börn (Lachnidae), wie z. B. *Trama troglodytes* v. Heyd. Offenbar hat das Koten zumindest bei den frei umherlaufenden Wurzelläusen in enger Bindung an Ameisen einen Platz im Abwehr-Fluchtsystem gegenüber ihren Partnern eingenommen. Auch andere myrmekophile Insekten bieten in bestimmten Situationen bei einer Begegnung den Ameisen einen (nicht unbedingt zuckerhaltigen) Flüssigkeitstropfen an. Herzig

(1938) konnte durch einen Honigtropfen auf dem Abdomen veranlassen, daß Dipteren von *L. niger* ähnlich wie eine Aphide behandelt wurden. Erst längere Zeit nach Aufnahme des Tropfens und fortdauerndem Betrillern stimmten die Ameisen wieder auf räuberisches Verhalten um.

Veränderungen im Kotabgabeverhalten

Im Zusammenleben mit Ameisen verändert sich nicht nur die Kotabgabebereitschaft, sondern auch das sie begleitende Verhalten. Es besteht die Tendenz, seine Komponenten zu vereinfachen, so daß am Ende nur noch ein Austreten des Kottropfens aus dem Anus zu beobachten ist. In diesem Falle können die Ameisen leichter den Kottropfen abnehmen (Tab. 2, I). Die Vereinfachung des Kotabgabeverhaltens kann modifikatorisch beeinflußt sein, und ist dann z. T. abhängig von dem Zahlenverhältnis Aphiden zu Ameisen (Tab. 1). Die in diesem Fall weniger eng in Trophobiose ste-

Tabelle 2. Stufen der Verhaltensänderungen bei der Kotabgabe

I. Larven der Aphidina „Aphidoidea"

Verhalten	Beispiele
0. Kottropfen wird mit einem Hinterbein weggeschleudert. Das Abdomenende ist dabei erhoben.	Verbreitung s. Kunkel (1972) Tab. 2
1. Ohne Kontakt der Ameisen wie oben (0.); sonst unterbleibt ein Abschleudern mit Hinterbeinen, auch wird das Abdomen in diesem Fall nur z. T. erhoben.	Vertreter aus der Familie Thelaxidae, Chaitophoridae, Lachnidae (selten), Callaphididae und Aphididae.
2. Ohne Kontakt mit Ameisen wird der Kottropfen mit dem Hinterbein vom Anus genommen und auf den Boden gelegt.	*Anuraphis subterranea* Walk. (n. Broadbent, 1951)
3. In Abwesenheit der Ameisen spritzen die Larven den Kottropfen wie die Adulten ab (verändertes Verhalten). Sind die Ameisen anwesend, so wird das Abdomen selten erhoben.	? Anoeciidae (möglicherweise primäres Verhalten); die überwiegende Anzahl der Lachnidae; *Symydobius oblongus* (v. Heyd.) (*Callaphididae)* mit Einschränkung (s. Text).
4. Der Kottropfen wird in allen Stadien (? Alate) am Anus behalten, das Abdomen wird nie mehr erhoben.	n. Mordvilko, 1907: *Stomaphis* sp. und Traminae-Arten (Lachnidae); *Anuraphis farfarae* (Koch) (Aphididae).

henden Aphiden kehren nach Fernhalten der Ameisen sehr schnell zu ihrem ursprünglichen Verhalten zurück (Banks 1958, Banks und Nixon 1958).

Die Birkenrindenzierlaus *Symydobius oblongus* (v. Heyd.) lebt nur mit Ameisen zusammen [u. a. *Formica* sp., *Camponotus ligniperda* (Latr.), *Lasius niger* (L.), *Myrmica laevinodis* (Nyl.)]. Hält man diese experimentell ab, so gehen die Kolonien innerhalb von 1—2 Tagen ein. Zuerst wird der Kot zurückgehalten. Nach einer Pause werden die Aphiden unruhig. Sie reagieren nun sehr individuell. Manche heben ihren Körper senkrecht hoch, worauf sie bei Ameisenbesuch meistens verzichten; die Larven pendeln mit den Hinterbeinen. Rhythmische Bewegungen der Analklappen sind zu erkennen, teilweise tritt ein Kottropfen ein und aus. Dann wird der Tropfen ausgeschieden, aber häufig nicht abgeschleudert bzw. abgespritzt: Die Endhandlung ist ausgefallen. Die Aphiden setzen ihren Körper wieder in Normallage zurück; der Kottropfen verschmiert entweder die Rinde oder rollt über das Abdomen und verschmiert die Laus oder ihre Nachbarinnen. Innerhalb kurzer Zeit kleben manche Individuen an den Birkenästchen fest, vor allem dann, wenn man auch die Fliegen forthält, die z. T. die Funktion der Ameisen übernehmen. Je nach Population geht allerdings auch der größere Teil der jungen Larven dazu über, den Kot abzuschleudern, während ältere Larvenstadien wie die Adulten abspritzen. Insgesamt wächst in der unruhigen Kolonie das Bestreben, abzuwandern.

Wir finden also bei *S. oblongus* drei verschiedene Weisen zu koten:

1. Der Kot wird am Anus behalten (verschmiert, weil er nicht von Wachsfäden umgeben wird). 2. Kotabspritzen. 3. Kotabschleudern. Es sind die drei Möglichkeiten, die bei den Aphidina überhaupt verwirklicht sind (Kunkel 1972). Dabei dürfte der Kottropfen am Anus phylogenetisch der älteste Modus innerhalb dieser Unterordnung sein; er zeigt bei den in Trophobiose stehenden Aphiden jüngerer Familien die weitestgehende Anpassung bzw. Veränderung an.

Ist sie bei der Callaphidide teilweise modifikatorisch, so scheint die Verhaltensänderung bei Lachniden unter Einfluß von Ameisen vor allem genetisch bedingt zu sein. Bei Arten mit engerem Kontakt verlieren hier die Larven auch in Abwesenheit der Ameisen das caenogenetische (d. h. nur für die Jugendphase entwickelte) Verhalten den Kottropfen abzuschleudern, sie sind sozusagen auf die Stufe des Abspritzens zurückgefallen. Dies geschieht schon innerhalb der Cinarini Börner. Larven von *Cinara* spec. auf *Pinus silvestris* [wahrscheinlich *Cinara pini* (L.) und *C. pectinatae* (Nördl.)] z. B. schleudern nach meinen Beobachtungen den Kot ab, viele andere *Cinara-Arten* (z. B. *C. pilicornis* [Htg.] und *C. cistata* et *viridescens* sensu Börner) spritzen ihn ab. Damit geht ein Abbau der Ausbildung besonders langer dorsaler Tibienhaare (als Instrument zum Abschleudern) innerhalb der Cinarini Börn. nicht immer streng konform. Auf der einen Seite stehen Arten wie *C. pectinatae* mit deutlich verlängerten Haaren auch bei den Adulten, auf der anderen Seite etwa *Laricaria kochiana* Börn., deren Tibienhaare ringsherum ungefähr gleich lang sind. Dazwischen stehen Arten, die eine nicht so ausgeprägte Förderung dorsaler Tibienhaare aufweisen, wobei dies von Population zu Population noch schwanken kann. Innerhalb der Lachniden wird auch die „primitivste" Stufe des Kotens erreicht: Die *Stomaphis*-Species und (konvergent) die Traminen behalten den Kot am Anus (Mordvilko 1907). Sie zeigen zudem in morphologischen Merkmalen und in ihrem Abwehrverhalten die stärksten Veränderungen gegenüber verwandten Lachniden, die nicht oder nicht so eng so ein Trophobioseverhältnis zu Ameisen haben. Die Rückbildung des Kotverhaltens führt zur völligen Abhängigkeit von ihrem Partner.

Nach den oben aufgeführten Befunden wäre zu diskutieren, ob die Larven der Anoeciidae primär oder sekundär (unter Einfluß von Ameisen) abspritzen. Alle Arten dieser Familie leben in Trophobiose, allerdings einige nur zeitweise und weniger spezialisiert.

Im Zusammenhang mit diesem Kapitel sei darauf hingewiesen, daß es bei den verwandten Coccina ebenfalls zur stufenweisen Veränderung des Kotverhaltens unter Einfluß von Ameisen gekommen ist (Tab. 2, II).

Anhang zur Tabelle 2. Stufen der Verhaltensänderung bei der Kotabgabe

II. Coccina: adulte Weibchen

Verhalten	Beispiele
0. Sprühen den Kot mit der Rektalmuskularis weit weg. Auch im Zwangsversuch keine Trophobiosebeziehungen.	Ursprüngliches Verhalten. Bei allen Familien mit Systembibitoren (s. Kunkel 1967) zu beobachten.
1. Sprühen bei Kontakt mit Ameisen den Kot in feinem Strahl auf deren Labium.	Pseudococcidae: *Pseudococcus maritinus Ehrh.*, *Ripersia* sp. *Rhodania porifera* Goux. Coccidae: *Lecanopsis formicarum* Newstead.
2. Scheiden bei Kontakt ganze Tropfen ab, den sie sonst wegsprühen würden (allerdings nicht sehr weit).	Pseudococcidae: *Pseudococcus brevipes* (n. Gray, 1952). In Mitteleuropa eine Reihe von Spezies (Schmutterer 1952)
3. Schildläuse (in älteren Stadien) geben mit und ohne Kontakt mit Ameisen Kot ab, der am Anus hängenbleibt.	Coccidae: *Physokermes* sp. *Eulecanium coryli* (L.), *Sphaerolecanium prunastri* (Fonsc.). Kermococcidae: *Kermes quercus* (L.).

Abwehrverhalten und Ameisenbesuch

Aphiden jüngerer Familien heben, während sie auf der Wirtspflanze siedeln, ihr Abdomen und ihre Hinterbeine aus zwei Anlässen: 1. beim Koten und 2. beim unspezifischen Abwehren (Kunkel 1972). In beiden Fällen werden die Hinterbeine bewegt (gleichfalls die Antennen). Nicht selten berühren Ameisen mit ihren Antennen (oder Maxillarpalpen) die erhobenen und wedelnden Aphiden-Extremitäten, obwohl der Größenunterschied zwischen Ameise und Aphide beträchtlich sein kann. Nach Kloft (1959, 1960) übernehmen in einer solchen Situation die Hinterbeine die Rolle von Antennen. Weitergehende Hypothesen von ihm besagen, daß jenes Verhalten 1. beim Koordinieren der Kottropfenabgabe und -aufnahme (Vortäuschen eines Ameisenkopfes am Hinterleibsende) und 2. für den Schutz gegenüber den Ameisen (durch eine „Verständigung" mit ihnen) von Bedeutung sei. Das gegenseitige Antennenschlagen ist bei Insekten weit verbreitet und wird von anderen myrmecophilen Insekten im Kontakt mit Ameisen angewandt.

Kloft leitete das Verhalten der betreffenden Aphiden wohl mit Recht auf die bei ihnen weitverbreiteten Abwehrbewegungen zurück. Sie lassen sich durch schwache mechanische Reize bei Vertretern vieler „jüngerer" Familien herrufen (Kunkel 1972).

Die gegen Parasiten (Klingauf 1967) und Räuber mit Erfolg angewandten Abwehrbewegungen richten die siedelnden und nahrungsaufnehmenden Aphiden auch gegen eine neu auf die Kolonie stoßende Artgenossin. Jener gelingt es durch entsprechendes Schlagen mit ihren Antennen gegen die abwehrenden Hinterbeine, ihr Gegenüber zu beruhigen. Neben anderen Faktoren sorgt diese Kontaktaufnahme für ein Siedeln in gewisser Distanz. Selten dagegen tritt das intraspezifische Abwehren in dichten Kolonien bei übervölkerten Pflanzen auf („Gewöhnung", Beobachtungen u. a. bei *Pterocomma salicis* [L.], *S. oblongus* und *Megoura viciae* [Buckt.]).

Für die Entstehung des oben geschilderten Hinterbein-Antennen-Kontaktes kann man wohl vermuten, daß die Bewegungen der Aphiden in das soziale Reaktionsschema der Ameisen paßten (Kloft, 1959; Wickler, 1968). Doch scheinen andererseits die Ameisen, gegen die sich das Abwehren richtet, mit ihren Antennen die Aphiden zu beruhigen. Vielleicht würden jene beunruhigt abwandern, und es käme zu keiner Trophobiosebeziehung. Nach dieser Vorstellung hätte der Kontakt für die Ameisen selbst keine besondere Bedeutung. Sie holen ihren Honigtau ja auch bei Pflanzenläusen, die nicht jenes Abwehrverhalten zeigen (z. B. Coccina, Pemphigidae, Anoeciidae, Thelaxidae s. st.). Die Bewegungen hören zudem unterhalb von ca. 16° C auf, offenbar im Zusammenhang mit dem Aufhören der Suchaktivität von Parasiten. Ameisen sammeln den Honigtau auch bei tieferen Temperaturen. In einer von Ameisen belaufenen Aphidenkolonie sieht man nebeneinander verschiedene Weisen und Abläufe des Kontaktes, die nicht leicht zu ordnen sind: Auf Berührungen mit der Ameisenantenne antworten die einen mit heftigen Abwehrbewegungen, viele andere reagieren überhaupt nicht.

Bewegungen beim Kotvorspiel können Ameisen aufmerksam machen, ein darauffolgender Kontakt unterbricht den normalen Ablauf des Kotens. Die Häufigkeit aller derartiger Kontakte hängt auch vom Zahlenverhältnis: Anzahl der Aphiden pro Anzahl futterholender Ameisen ab (Tab. 1). Steht das Zahlenverhältnis zugunsten der Ameisen, so findet ein Kontakt zwischen beiden Partnern in den meisten Fällen ohne Hinterbeinreaktion der Aphide statt. Anscheinend kann weitgehende Reduktion der Bewegungen ebenfalls ein Schutz gegenüber den Ameisen darstellen.

Dennoch dürfte die Hypothese von Kloft, daß Aphiden sich durch Abwehrbewegungen vor Ameisen schützen, weil sie hierdurch als ihresgleichen akzeptiert werden, als Teilaspekt durchaus richtig sein. Völlig offensichtlich wird diese Tatsache aber erst bei Aphiden, die besonders eng mit Ameisen zusammenleben. Sie lassen sich zu diesem Verhalten sehr leicht provozieren (Abb. 2). Dabei werden häufig nur noch die Hinterbeine erhoben, das Abdomen bleibt parallel zur Pflanzenoberfläche (u. a. viele Lachniden und die Callaphidide *S. oblongus*).

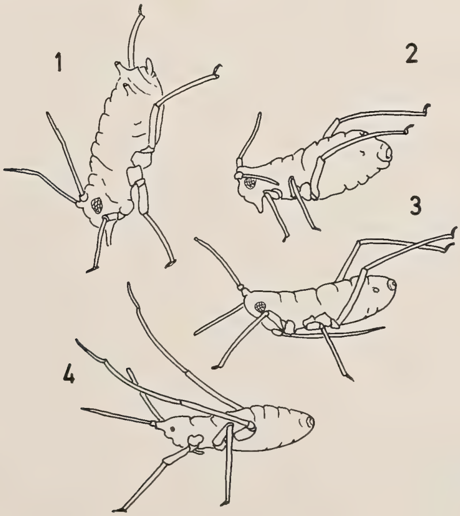


Abb. 2. Abwehrverhalten verschiedener Aphidenarten (in Klammern Beispiele) in vier Stufen der Ausbildung. (1) „Normales" Verhalten nahrungaufnehmender Aphiden jüngerer Familien mit Aufrichten des Körpers (*Aphis fabae* Scop.). (2) Die saugende Aphide wehrt ab, ohne den Körper wesentlich zu heben (*Cinara* sp). (3) Eine frei umherlaufende Aphide wehrt in gleicher Weise ab (*Schizodryobius longirostris* [Mordv.]). (4) Die Abwehr kann hier auch nach vorn gerichtet werden (*Trama troglodytes* v. Heyd.).

Vor allem für frei umherlaufende Aphiden scheint jenes Verhalten günstig zu sein. Begegnen sie einer Ameise, so versuchen Aphiden gemeinhin durch schnelles Wechseln der Zweigseite zu entkommen. *S. oblongus* verharrt z. T. auch völlig ruhig an einem Ort (Schutzstellung!). Bei *Schizodryobius longirostris* (Mordv.) konnte ich beobachten, daß sie sich in einer solchen Situation sofort umdreht, mit der begegnenden Ameise *(Formica polyctena* Först.) in Schlagabtausch (Hinterbeine-Antennen) gerät und offenbar akzeptiert wird. Eine weitere Bestätigung finden wir in der ökologischen Gruppe der Wurzelläuse. Bei einem Zusammenstoß von vorn (durch Reizung mit einem Pinsel zu simulieren) bewegen einige unter ihnen die Hinterbeine vertikal über Abdomen und Kopf und trommeln mit ihnen in Salven hoher Frequenz nach vorn. Die Antennen bewegen sich ebenfalls sehr schnell in einer Vertikalen. Das Abdomen bleibt in waagerechter Lage; die entscheidende Beinbewegung geschieht mit dem Coxa-Trochanter-Gelenk (Abb. 2, 4). Die Hinterbeine sind mehr zum Dorsum gerückt, ihre Tarsi sind verlängert. Bei freiem Umherlaufen werden sie häufig schon in Bereitschaft hochgehalten. Hierher gehören erstens die Traminen (Lachnidae). Auf ihr besonderes Abwehrverhalten (besser Beruhigungsverhalten) machte schon Donisthorpe (1927) aufmerksam. Mit anwachsendem mechanischen Reiz versuchen sie durch Reaktionen in folgender Reihe zu beruhigen: 1. Abwehrverhalten, 2. Koten, 3. Totstellreaktion. Seltsamerweise reagieren auch Pemphigiden (*Paracletus cimiformes* v. Heyd. und wahrscheinlich *Hemitrama bykovi* Mordv.) mit ähnlichem „Abwehr"-verhalten, obwohl es in der ursprünglichen, typischen Form bei dieser Familie nicht zu finden ist (Kunkel 1972). Andere Pemphigiden unter den Wurzelläusen antworten auf eine ähnliche Reizstärke mit einer Totstellreaktion. Sie läßt sich beinahe beliebig oft hintereinander erzielen. Dabei werden die an sich schon sehr kurzen Antennen und Extremitäten dicht an den Körper angelegt; den Rumpf durchlaufen Wellen, die durch abdominale Muskeln verursacht werden. In diesem Zustand erinnerten mich die Aphiden an Ameisenlarven. So wie diese wurden sie auch häufig transportiert.

Anscheinend müssen diejenigen Wurzelläuse, die eng mit Ameisen zusammenleben, verstärkt Verhaltensweisen aufweisen, die ebenfalls in das Inventar der Ameisen passen. Hierzu sei noch ein Vorversuch mitgeteilt. *M. viciae* wird niemals von Ameisen belaufen. Allerdings wird ihr (in Schälchen gebotener) Kot von *F. polyctena* aufgenommen. Das ist nicht selbstverständlich: Der Kot von *Eriosoma lanigerum* (Hausm.) wird z. B. nicht akzeptiert. In 6 Petri-Schalen wurden jeweils 12 Individuen dieser Art im letzten und im adulten Stadium mit 5 Ameisen zusammengesetzt. *F. polyctena* steht niemals in Beziehung zu typischen Wurzelläusen. Beide Insekten begegneten sich feindlich. Die Ameisen wurden von den Antennen- und Beinbewegungen beeindruckt und schreckten zeitweise zurück. Ihre mit geöffneten Mandibeln geführten Angriffe trafen selten direkt den

Körperrumpf, wobei dann Haemolymphe austreten konnte. Die Beine und Antennen sind das Ziel: Sie wurden gequetscht, geknickt und manchmal durchbissen. Flügel wurden durch Bisse verstümmelt. Die Totstellreaktion erschien nur beim ersten Zusammentreffen, später konnte sie nicht wieder ausgelöst werden. Bot ich nach Entfernen der Aphiden den gleichen Ameisen wieder Kot jener Aphiden, so zeigten sie Angriffsreaktionen und spritzten Ameisensäure auf ihn. Der zur selben Zeit gebotene Kot von *A. fabae* wurde dagegen aufgenommen.

Schlußbetrachtung

Die vorliegende Arbeit sollte eine Übersicht über die möglichen Einflüsse der Ameisen auf die Aphiden im Zusammenhang mit dem Koten bringen, wobei auf ins einzelne gehende Schilderungen meistens verzichtet werden mußte.

Auf die Entfaltung und Merkmalsbildung der Aphidina wirken außer Pflanzenspezifität drei wesentliche Faktorenkomplexe:

1. *Parasitismus an der Wirtspflanze*

Er veranlaßte Retardationen (Begriff s. Tembrock, 1968) und Unbeweglichkeit besonders bei den ökologischen Gruppen der Lokalbibitoren und der Gallbildner im weitesten Sinne (Kunkel 1966, 1967). Hiervon werden vor allem „ältere" Familien betroffen: Adelgiden, Phylloxeriden, Pemphigiden und Hormaphididen.

2. *Abwehr-Fluchtsysteme*

Die Aphiden sind andererseits Räubern und Parasiten ausgesetzt. Dagegen bilden vor allem die „jüngsten" Familien besondere morphologische und ethologische Einrichtungen, die z. B. die Beweglichkeit stark erhöhen. Diese Familien sind die Lachniden, Callaphididen, Drepanosiphoniden und Aphididen (Kunkel, 1972).

3. *Trophobiose*

Die oben diskutierten Merkmale zeigen, wie wesentliche Veränderungen unter Einfluß der Ameisen auftreten können. Sie lassen sich vor allem bei den Pemphigiden, Anoeciiden und Lachniden nachweisen.

Über Trophobiose läßt sich noch folgendes Grundsätzliche sagen:

1. Viele Arten der Aphiden treten niemals — auch nicht im Zwangsversuch — in Beziehung zu Ameisen.
2. Phylogenetisch gesehen muß die Trophobiose konvergent an verschiedenen Stellen des Aphidina-Systems entstanden sein.

3. Bis jetzt gibt es keinen Hinweis, daß jemals eine Trophobiose-Beziehung wieder aufgelöst worden ist.
4. Die Trophobiose ist in Stufen entwickelt, wobei ein breites Spektrum verschieden enger Bindung zwischen den Partnern zu registrieren ist.

Am engsten lebt eine Gruppe von Wurzelläusen mit den Ameisen zusammen. Eine große Gruppe von Aphiden mit nur schwacher Trophobiose-Neigung (Typ: *A. fabae)* steht auf der anderen Seite der Skala. Dazwischen befinden sich in einem weiten Feld einige z. T. oben namentlich genannte Aphiden, die in verschiedenen Stufen der Ameisenabhängigkeit stehen.

Nicht nur Linné (1767) sah in den Aphiden „hae vaccae", sondern auch heute versucht man Fernerstehenden die Trophobiose am einfachsten so zu beschreiben, daß „die" Blattläuse die Milchkühe „der" Ameisen seien. Wir finden eine gewisse Übereinstimmung mit bestimmten Regeln zur Domestikation unserer Haustiere:

1. Beide Partner eines Domestikationsverhältnisses sind weitaus übergend soziale Tiere und haben ein gewisses Kommunikationsvermögen zueinander. Die Aphiden werden zwar nicht in die Kategorie „sozial" eingestuft, müssen aber ganz entschieden als praesozial angesehen werden (Kunkel & Kloft i. Dr.). Antennen- und Hinterbeinbewegungen höherer Aphiden „passen" zur Antennenbewegung der Ameisen.
2. Das Verhalten wird bei einer Domestikation vorerst modifikatorisch verändert (Tembrock 1968). Dieser Fall tritt u. a. beim Kotverhalten ein, das sich, wenn die Ameisen ferngehalten werden, wieder auf ein ursprüngliches Verhalten einstellt. Hierzu gehört wahrscheinlich auch die „Anregung", mehr Nahrung aufzunehmen (Banks und Nixon 1958).
3. Unter Einfluß des „Halters" wird dem anderen Partner eine Reihe „natürlicher" Einflüsse entzogen. Nur auf den Halter bezogene neue Mutationen werden bevorzugt und begründen letzthin ein Abhängigkeitsverhältnis. Dies kann auch bei einem Teil der in Trophobiosebeziehung stehenden Aphiden nachgewiesen werden.
4. Doch auch Mutationen, die in der Domestikationsbeziehung wertneutral sind, können z. T. erhalten bleiben. Möglicherweise schwanken deshalb die Merkmale innerhalb einer Kolonie oder auch innerhalb von Populationen bei vielen Lachniden und Pemphigiden. Die Lachniden sind eine systematisch außerordentlich schwierige Gruppe. Es variieren Färbung, Sklerotisierungsgrad, Behaarung und relative Längen z. B. der Extremitäten. Deswegen werden auch heute noch Species eingezogen und neue beschrieben.

Diese Variation innerhalb einer Species kann allerdings von einem weiteren Faktor mitbeeinflußt sein. Bei den myrmecophilen Wurzelläusen fällt häufig die sexuelle Generation ganz aus; bei den Rindenlachniden zeigen die Sexuellen eine geringere Ausbreitungstendenz. Damit wird natürlich der Genfluß verhindert oder zumindest verlangsamt. Doch zeigt ein Vergleich mit benachbarten Gruppen, die keine Trophobiose eingehen und deren sexuelle Generation ebenfalls unterdrückt ist, ein Anwachsen der Merkmalsvariation im Zusammenleben mit Ameisen.

In dieser Übersicht stand die Kotabgabe im Mittelpunkt. Die Trophobiose hat aber auch noch andere Komponenten, die sich vor allem auf die Einbeziehung der Aphiden in den Nestbereich zurückführen lassen. Wahrscheinlich wird man auch hier auf domestikationsanaloge Erscheinungen stoßen.

Zusammenfassung

Wichtige morphologische Merkmale der Aphiden (Wachsdrüsen, Behaarung, Gestalt der Cauda und der Siphonen) werden unter Einfluß der Ameisen verändert. Einige ethologische Anpassungen an die Trophobiose können ebenfalls verzeichnet werden. Sie scheinen sich in verschiedenen Stufen eingestellt zu haben. Die Kotbereitschaft auf einen mechanischen Reiz hin erhöht sich je nach Grad der Beziehung zu den Ameisen immer mehr und nimmt dann einen Platz im Kontaktverhalten gegenüber dem Partner ein. Das Kotvorspiel wird reduziert. Diese Reduzierung hat primär mehr modifikatorische, sekundär z. T. genetische Komponenten. Die inter- und intraspezifischen Abwehrbewegungen der Aphiden werden zuerst akzeptiert und beruhigend beantwortet, spielen dann aber eine immer wichtigere Rolle im Kontaktverhalten zwischen beiden Partnern. Die konvergent an verschiedenen Stellen des Aphidensystems begonnene Trophobiose ist ein wichtiger Faktor in der Merkmalsbildung. Sie kann als ein domestikationsanaloger Vorgang aufgefaßt werden.

Summary

Defecation of Aphids (Aphidina, Hemiptera) influenced by Ants

Important morphological characteristics of the aphids (wax glands, pilosity, shape of cauda and siphuncles) are changed by the influence of ants. Some ethological adaptations to trophobiosis can also be recorded. Those seem to be developed in different steps. The readiness for defecation responsing a mechanical stimulus increases namely with the grade of relations to ants. At the end it gets a place within the contact behavior between the partners. The preliminaries before defecation are reduced. The reduction primarily has more modifiable, in further steps more innate components. The inter- and intraspecific repuls movements of the aphids are firstly accepted and responded with calming them. In the next steps they play increasingly an important role within the contact behaviour between the partners. The trophobiosis having started convergently at different places of the system of aphids is an important factor for the development of new characteristics. It can be understood as a procedure analogous domestication.

Literatur

Bänsch, R. (1964): Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Beutefangverhalten aphidivorer Coccinelliden, Chrysophiden und Syrphiden. Zool. Jb. Syst, 91, 271—340.

Banks, C. J. (1958): Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the behaviour and reproduction of the Black Bean Aphid, *Aphis fabae* Scap. Bull. ent. Res. 49, 701—714.

Banks, C. J., and H. L. Nixon (1958): Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the Bean Aphid, *Aphis fabae* Scop. J. exp. Biol. 35, 703—711.

Börner, C. (1952): Europae centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas Mitteil. Thür. Bot. Ges. Beih. 3, pp. 484, Weimar.

Börner, C., und K. Heinze (1951): Aphidina — Aphidoidea. In: Sorauer Handbuch der Pflanzenkrankheiten 5, 4. Lief., Homoptera II. Teil, pp. 402, Berlin und Hamburg.

Broadbent, L. (1951): Aphid excretion. Proc. R. Ent. Soc. London (A) 26, 97—103.

Darwin, C. (1872): The origin of species. 6th ed. John Murray London.

Gray, R. A. (1952): Composition of honeydew excreted by Pineapple Mealybugs. Science 115, 129—133.

Herzig, J. (1938): Ameisen und Blattläuse (Ein Beitrag zur Ökologie aphidophiler Ameisen). Z. ang. Ent. 24, 367—437.

Klingauf, F. (1967): Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. Z. angew. Ent. 60, 269—317.

Kloft, W. (1959): Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. Vortr. III. Int. Kongr. U. I. E. I. S., Paris 1957, Biol. Zbl. 78, 863—870.

— (1960): Die Trophobiose zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengeweben. Entomophaga 5, 43—54.

Kunkel, H. (1972): Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera). Bonn. zool. Beitr. 23, 161—178.

Kunkel, H., und W. Kloft (1973): Polymorphismus bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera). In: G. H. Schmidt, Soziale Insekten. Kastenbildung — Polymorphismus. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH i. Dr.

Linné, C. v. (1767): Systema naturae etc. Ed. XII, reformata. Holmiae. 1 pars 2, 733—739.

Mordvilko, A. K. (1907): Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. Biol. Zbl. 27, 212—224, 233—252.

Quednau, W. (1954): Monographie der mitteleuropäischen Callaphididae (Zierläuse) unter besonderer Berücksichtigung des ersten Jugendstadiums. I. Mitt. Biol. Zentralanstalt Land- u. Forstwirtschaft Berlin-Dahlem 78, 1—52.

Schmidt, H. (1952): Untersuchungen zur Trophobiose der Ameisen. I. Morphologie und Ökologie des perianalen Haarkranzes der Aphiden. Z. Morph. Ökol. Tiere 41, 223—246.

Schmutterer, H. (1952): Die Ökologie der Cocciden Frankens. Z. angew. Ent. 33, 369—420, u. 544—584; 34, 65—100.

Tembrock, G. (1968): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. 207 pp. Gustav Fischer, Jena.

Wellenstein, G. (1967): Zur Frage der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen. (*F. rufa* - Gruppe). Z. angew. Zool. 54, 139—166.

Wickler, W. (1968): Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. 256 pp. Kindlers Universitäts Bibliothek. München.

Zoebelein, G. (1956): Der Honigtau als Nahrung der Insekten. Z. angew. Ent. 38, 369—416 und 39, 129—167.

Zwölfer, H. (1958): Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea). Z. angew. Ent. 40, 182—221, 528—575, 42, 129—172, 43, 1—52.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hartwig Kunkel, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, BRD — 53 Bonn, An der Immenburg 1

(Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn)

Mallophagenbefall bei Vögeln

Massenbefall als Folge von Schäden an den Wirten

Von

HEINRICH KLOCKENHOFF, GOETZ RHEINWALD und MICHAEL WINK

Über die Extensität und Intensität des Mallophagenbefalls bei Vögeln liegen bisher nur wenige Angaben vor. Dementsprechend sind auch die Faktoren, die auf das Vorkommen und die Befallsstärke einwirken, weitgehend unbekannt. Aufgrund der bisher bekannten Untersuchungen lassen sich folgende Zusammenhänge vermuten.

Die Intensität des Mallophagenbefalls kann sowohl von der Körpergröße (Eichler 1963), als auch vom Lebensalter der Wirte (Hopkins 1949) beeinflußt werden. Außerdem spielen auch der Lebensraum und die Körpergröße der Mallophagen bei der Befallsstärke eine Rolle; es liegt zum Beispiel nahe, daß die Individuenzahl solch großer Mallophagen wie *Ricinus* und *Laemobothrion* je Vogel geringer sein muß, als bei wesentlich kleineren Formen wie *Brüelia* und *Colpocephalum.*

Eine Abhängigkeit der Extensität von der geographischen Verbreitung der Wirte wurde von Eichler (1963) und Rheinwald (1968) festgestellt. Ebenso kann die Lebensweise der Wirte den Mallophagenbefall beeinflussen. In der Frage, ob Wasser- und Landvögel verschieden stark befallen sind, kommen jedoch Blagovescenskij (1951) und Geist (1935) zu unterschiedlichen Ergebnissen. Dubinin & Dubinina (in Dogiel 1963) fanden — am Beispiel von Reiherarten (Ardeidae) und Tauchern (Podicipedidae) —, daß koloniebrütende Vögel häufiger von Federlingen parasitiert werden als einzelbrütende. Nach unserer Meinung ließe sich dieses Ergebnis jedoch nur durch Untersuchungen innerhalb von Verwandtschaftsgruppen sichern, zumal die Sammelergebnisse an Krähenvögeln in Afghanistan (Klockenhoff, s. Tabelle 1, Nr. 43 u. 44) die obengenannten Untersuchungen nicht bestätigen.

Intensität und Extensität des Mallophagenbefalls unterliegen zudem noch jahreszeitlichen Schwankungen (Ash 1960, Rheinwald 1968, Samuel & Trainer 1971) (Abb. 1). Auch extreme Klimate (Blagovescenskij 1959, Niethammer 1960) beeinflussen Vorkommen und Befallsstärke der Federlinge auf ihren Wirten.

Tabelle 1: Mallophagenbefall bei einigen Vogelarten aus Afghanistan N_1 = Anzahl der untersuchten Vögel; N_2 = Anzahl der befallenen Vögel; $\overline{x}$ = mittlerer Befall und VB = Variationsbreite des Befalls von N_2

Wirtsart	N_1	Befall		Befallstärke	
		N_2	%	$\overline{x}$	VB
1. *Podiceps nigricollis*	14	1	*7,1*	2,00	2
2. *Tachybaptus ruficollis*	10	1	*10,0*	2,00	2
3. *Buteo rufinus*	16	7	*43,7*	30,57	2—110
4. *Milvus migrans*	11	6	*54,5*	10,66	5—23
5. *Falco jugger*	11	7	*63,6*	31,14	4—79
6. *Falco tinnunculus*	17	11	*64,7*	18,81	2—40
7. *Ammoperdix griseogularis*	11	8	*72,7*	29,00	5—57
8. *Tringa totanus*	12	7	*58,3*	3,85	1—13
9. *Columba livia*	19	15	*78,9*	5,21	1—21
10. *Streptopelia senegalensis*	20	2	*10,0*	2,50	2—3
11. *Streptopelia turtur*	12	5	*41,6*	2,00	1—3
12. *Bubo bubo* 1)	10	4	*40,0*		
13. *Merops apiaster*	20	14	*70,0*	4,71	1—8
14. *Merops superciliosus*	10	5	*50,0*	3,80	3—5
15. *Coracias garrulus*	14	6	*42,8*	6,00	1—16
16. *Upupa epops*	14	6	*42,8*	6,33	1—20
17. *Ammomanes deserti*	11	1	*9,0*	2,00	2
18. *Eremophila alpestris*	13	0	*0,0*	—	—
19. *Calandrella brachydactyla*	26	3	*11,5*	4,67	3—7
20. *Galerida cristata*	34	14	*41,1*	8,14	1—16
21. *Hirundo rustica*	26	1	*3,8*	4,00	4
22. *Motacilla citreola*	19	7	*36,8*	1,57	1—2
23. *Motacilla alba*	14	5	*35,7*	6,20	1—18
24. *Anthus spinoletta*	10	5	*50,0*	12,00	3—20
25. *Anthus trivialis*	10	3	*30,0*	7,61	1—16
26. *Lanius schach*	23	2	*8,6*	9,50	9—10
27. *Luscinia svecica*	15	1	*6,6*	1,00	1
28. *Monticola solitarius*	10	5	*50,0*	3,40	1—5
29. *Saxicola torquata*	24	1	*4,0*	1,00	1
30. *Oenanthe deserti*	20	7	*35,0*	6,86	1—19
31. *Oenanthe leucura*	10	4	*40,0*	13,50	3—26
32. *Oenanthe isabellina*	20	8	*40,0*	6,63	2—19
33. *Myophonus caeruleus*	12	4	*33,3*	2,50	1—4
34. *Emberiza cia*	13	5	*38,0*	9,40	1—20
35. *Emberiza bruniceps*	21	14	*66,6*	4,64	2—10
36. *Passer domesticus*	18	14	*77,7*	6,64	2—11
37. *Passer montanus*	29	0	*0,0*	—	—
38. *Montifringilla nivalis*	13	6	*46,1*	4,00	3—5
39. *Sturnus vulgaris*	10	7	*70,0*	25,88	7—80
40. *Sturnus roseus*	10	2	*20,0*	6,00	6
41. *Dicrurus macrocercus*	17	8	*47,0*	2,38	1—5
42. *Pyrrhocorax pyrrhocorax*	10	5	*50,0*	44,00	8—78
43. *Pica pica*	10	5	*50,0*	67,40	6—181
44. *Corvus frugilegus* 2)	14	7	*50,0*	44,86	35—82
45. *Corvus macrorhynchos*	13	9	*69,0*	50,78	12—146

1) vgl. Tab. 4

2) vgl. Tab. 5

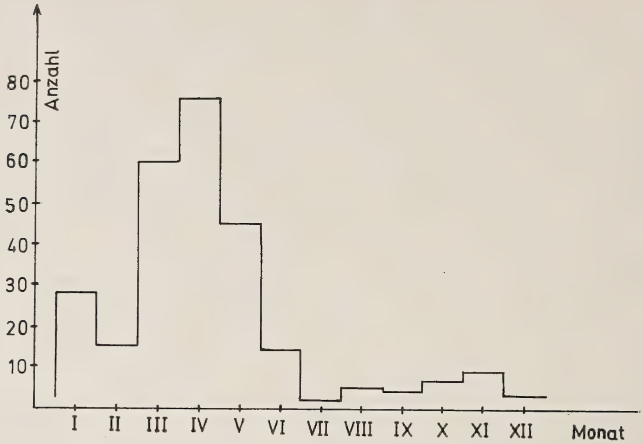


Abb. 1: Häufigkeit von *Ricinus fringillae* im Jahresverlauf (nach Rheinwald 1968)

Die durch die genannten Faktoren verursachte Intensität des Federlingbefalls schwankt im großen und ganzen in einem geringen Ausmaß; wir bezeichnen diese Intentistät als Normalbefall.

Aus seiner Sammeltätigkeit in Afghanistan hat Klockenhoff (s. Tabelle 1) die Untersuchungen von 45 Vogelarten zusammengestellt. Dabei erschien es sinnvoll, nur diejenigen Wirtsarten zu berücksichtigen, von denen mindestens 10 Individuen untersucht werden konnten.

Im Gegensatz zu diesem Normalbefall steht der Massenbefall, der nur in seltenen Fällen beobachtet wird. So wurde z. B. bei den in Tabelle 1 aufgeführten 696 Vögeln nur einmal eine solche Massenvermehrung von Federlingen festgestellt, was einem Anteil von 0,14 % entspricht; schließt man die insgesamt in Afghanistan von Klockenhoff untersuchten 1450 Vögel in diese Berechnung ein, so sinkt der Anteil des Auftretens eines Massenbefalls auf 0,07 %. Dieser Befund stimmt mit den Angaben von Meinertzhagen & Clay (1948) weitgehend überein, nach denen es bei 15 000 untersuchten wildlebenden Vögeln weniger als einer von Tausend ist, der einen Massenbefall zeigt. Offensichtlich läßt sich ein solcher Massenbefall zumeist auf eine Schädigung des Wirtes zurückführen. Nachstehend soll dies anhand eigener Untersuchungen und aufgrund von Literaturangaben beschrieben und diskutiert werden.

Massenbefall als Folge von Schnabeldeformationen

Es wird allgemein angenommen (Rothschild & Clay 1952, Ash 1960, Eichler 1963), daß das Putzen des Gefieders die Mallophagenvermehrung einschränkt. Dabei käme dem Schnabel eine besondere Bedeutung zu, da er beim Durcharbeiten des Gefieders die Eier, Larven und Adulte der Federlinge zerquetscht und herausstreicht.

Mehrfach ist mitgeteilt worden, daß bei Vögeln mit deformierten Schnäbeln bestimmte Mallophagenarten massenhaft auftraten. Rothschild & Clay (1952) berichteten von einem Rotkehlchen *(Erithacus rubecula)*, dem der größte Teil des Unterschnabels fehlte; dieser Vogel war mit 127 Exemplaren von *Ricinus rubeculae* besetzt, während normalerweise selten mehr als 15 Exemplare pro Wirtsindividuum auftreten. Ash (1960) nennt mehrere ähnliche Fälle; ein junger Zilpzalp *(Phylloscopus collybita)* mit gekreuzten Mandibeln wurde im Herbst auf Öland (Schweden) untersucht; die Brust-, Bau- und Rückenfedern waren mit Eiern eines Menoponiden bedeckt, Adulte und Larven waren zahlreich zu finden. Bei einem Haussperling *(Passer domesticus)* war der Unterschnabel verlängert, auf allen Körper- und Flügelfedern hatte der Sperling sowohl große Eiklumpen als auch sehr viele Adulte und Larven eines Menoponiden. Kartman (1949) zeigte, daß Hühnerküken, denen man die Spitze des Oberschnabels verkürzt hatte, eine signifikant stärkere Parasitierung durch *Eomenacanthus stramineus* aufwiesen, als normale Küken. Ledger (1970) schließlich berichtet von einer Palmtaube *(Streptopelia senegalensis)*, die einen deformierten Schnabel hatte. Der Vergleich der Mallophagenzahlen dieses geschädigten Vogels mit sieben normalen Palmtauben zeigt, daß der Befall durch *Coloceras chinensis* 22mal höher war als bei den Wirten mit normalem Schnabel; *Columbicola theresae* trat dabei jedoch nicht vermehrt auf.

Wink fing am 26. November 1971 in Bonn einen männlichen Haussperling mit deformiertem Schnabel (s. Abb. 2). Der Unterschnabel war mit 7,5 mm um 1 mm schmäler als normal (8,4 ± 0,3 mm) und mit 12,5 mm um 3 mm länger als normal (9,1 ± 0,5 mm). Der Ernährungszustand war gut. Von diesem Vogel konnten ca. 300 *Menacanthus annulatus* gesammelt werden.

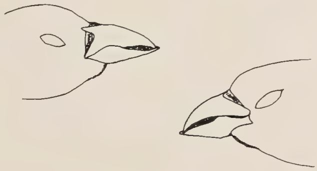


Abb. 2. Deformierter Schnabel des Haussperlings *(Passer domesticus)*; links: rechte Seite etwas von oben; rechts: linke Seite etwas von unten. Der Unterschnabel ist insgesamt um 1 mm aus der Medianen nach rechts verschoben.

Massenbefall als Folge von Schäden an den Beinen

Ein Teil des Gefieders, insbesondere Kopf und Hals, wird durch Kratzen mit den Zehen geputzt. Man könnte erwarten, daß sich bei Schäden an den Beinen, die ein Kratzen erschweren oder unmöglich machen, die Mallophagen dieses Körperbereichs übermäßig vermehren.

Eichler & Piechocki (1952) berichten von einem Mäusebussard *(Buteo buteo)* mit starken Deformationen an den Beinen, von dem insgesamt 9920 Mallophagen abgesammelt wurden. Besonders zahlreich traten *Degeeriella (Kelerinirmus)* sp. und *Kurodaia* sp. auf. Das Tier war als Folge der Beindeformationen verhungert. Die Massenvermehrung könnte hier eine direkte Folge der Schäden an den Beinen oder des schlechten Ernährungszustandes gewesen sein. Ferner fand Ash (1960) einen einbeinigen Star, der ungewöhnlich viel *Sturnidoecus* sp. und *Brüelia* sp. in allen Stadien sowohl auf dem Kopf als auch auf der Brust hatte.

Rheinwald (1968) fing am 2. April 1966 in Hamburg eine einbeinige Amsel *(Turdus merula)* mit ungewöhnlich viel *Ricinus elongatus* und einer wohl durchschnittlichen Anzahl von *Philopterus* sp. Das Tier war in einem normalen Ernährungszustand und brütete, dem Brutfleck nach zu urteilen, in der Umgebung des Fangplatzes. In Tabelle 2 sind 45 auf Parasiten untersuchte Amseln mit ihrer Befallshäufigkeit und Befallsstärke von *Ricinus* dem einbeinigen Tier gegenübergestellt. Wegen der möglichen Saisonunterschiede in der Befallsintensität können für einen Vergleich nur die ebenfalls im Frühjahr gefangenen Tiere herangezogen werden. Man erkennt dann, daß die einbeinige Amsel einen erheblich stärkeren *Ricinus*-Befall aufwies als die übrigen Amseln.

Tabelle 2: *Ricinus*-Funde auf Amseln *(Turdus merula)* (Erklärungen s. Tab. 1)

Jahreszeit [1]	N_1	N_2	Anzahl der von befallenen Amseln insgesamt abgesammelten *Ricinus*			Anzahl der *Ricinus* je befallener Amsel		
Sommer ……	12	4		12♀			3♀	
Herbst ………	11	2		6♀			3♀	
Frühling ……	22	12	1♂	23♀	26⊙	0,08♂	1,92♀	2,17⊙
einbeiniges Tier			**1♂**	**17♀**	**19⊙**	**1♂**	**17♀**	**19⊙**

[1] Sommer: 5. 6. — 3. 7. 1965 (Hamburg)
Herbst: 10. — 16. 8. 1965 (Faberg, Norwegen), 19. — 25. 9. 1967 (Helgoland)
Frühling: 13. —22. 5. 1965, 6. 3. — 30. 4. 1966 (Hamburg), 2. — 12. 4 .1966 (Helgoland)

Massenbefall bei wildlebenden Vögeln ohne äußerlich erkennbaren Defekt

In den vorangegangenen Abschnitten waren Fälle beschrieben worden, in denen das Massenvorkommen von Mallophagen mit einem Defekt an Schnabel oder Beinen in Verbindung gebracht werden konnte. Schwieriger dagegen sind die Fälle zu deuten, bei denen eine Massenvermehrung beobachtet wurde, ohne daß gleichzeitig ein äußerlich erkennbarer Defekt auftrat.

Ash (1960) nennt einige Fälle, bei denen die Vögel offenbar vollständig gesund waren und dennoch einen außergewöhnlich hohen Mallophagenbefall aufwiesen. So wurden ein Buchfink *(Fringilla coelebs)* im Januar und ein junger Baumpieper *(Anthus trivialis)* im September in gutem Ernährungszustand gefangen; sie beherbergten aber ungewöhnlich viele Exemplare von *Menacanthus* sp. Ein Kampfläufer *(Philomachus pugnax)* hatte viele Eier, Larven und Adulte von *Saemundssonia* sp., war aber in guter Verfassung.

Ähnlich lagen die Verhältnisse bei zwei Amseln, die Rheinwald am 5. 5. und 7. 5. 1966 in Helgoland untersuchte. Das eine Tier beherbergte (neben 7 Larven und 16 Adulten von *Philopterus* sp.) 298 Larven und 249 Adulte von *Brüelia merulensis.* Alle Bauch- und Brustfedern waren mit Eiern besetzt. Das andere Tier wurde (neben 4 *Analges* sp. [Acari], 7 *Ricinus elongatus* und 11 *Philopterus* sp.) von 299 Larven und 176 Adulten von *Brüelia merulensis* parasitiert. Beide Amseln waren normal ernährt. Durchschnittlich befallene Amseln beherbergen wohl selten mehr als 20 bis 30 *Brüelia* sp.

Der Durchzug der Amsel auf Helgoland ist im allgemeinen Ende April abgeschlossen. Die Nachzügler, die im Mai gefangen werden, zeigen häufig irgendwelche Anomalien, wie Teilmauser an Schwanz oder Flügeln, Untergewicht und Mißbildungen. Die beiden Amseln mit dem Massenbefall von *Brüelia merulensis* waren ebenfalls Nachzügler. Man wird daher wohl annehmen dürfen, daß auch sie Defekte aufwiesen, die zwar äußerlich nicht nachweisbar waren, jedoch für die Massenvermehrung der Mallophagen verantwortlich gemacht werden können.

Ähnlich lagen die Verhältnisse bei einem Uhu *(Bubo bubo),* den Klockenhoff am 8. 10. 1968 in der Nähe von Kabul (Afghanistan) fing. Das Tier war so abgemagert und geschwächt, daß es sich ohne Mühe mit der Hand einfangen ließ. Äußerliche Defekte, wie Schnabel- oder Beinmißbildungen fehlten, auch Darmparasiten konnten nicht gefunden werden. Die ektoparasitologische Untersuchung ergab einen vermehrten Befall von *Strigiphilus goniodicerus,* der — s. Tabelle 3 — weit über dem Normalbefall lag.

Tabelle 3: Mallophagenbefall bei 4 Uhus *(Bubo bubo)* aus Afghanistan

Bubo bubo	*Strigiphilus*			*Columbicola* 1)			*Kurodaia*			Gesamtbefall
	♂	♀	⊙	♂	♀	⊙	♂	♀	⊙	
Ca 116, 6. 8. 1963, Ghorband	—	2	1	—	1	—	6	35	6	51
CA 515, 17. 11. 1967, Kabul	4	1	8	1	—	2	—	—	—	16
CA 738, 13. 5. 1968, Kabul	7	7	2	—	1	—	25	24	10	76
CA 821, 8. 10. 1968, Kabul	**64**	**112**	**217**	—	—	—	—	—	—	**493**

1) Bei dem Taubenfederling *Columbicola* handelt es sich offensichtlich um einen Überläufer.

Massenbefall bei in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln

Bei gekäfigten Vögeln ist eine Massenvermehrung besonders oft beobtet worden. Das liegt sicherlich mit daran, daß die Gelegenheit, dies zu beobachten, hier besonders günstig ist; zum anderen scheint aber zweifellos die Haltung durch den Menschen eine günstige Voraussetzung für die Massenvermehrung der Parasiten darzustellen.

Etliche Beobachtungen bei Haustieren nennt Eichler (1963); Meinertzhagen & Clay (1948) geben eine Liste von 76 Zoo-Vögeln, von denen 4 einen Massenbefall mit Federlingen zeigten. Ash (1960) berichtet von einer Aaskrähe *(Corvus corone)*, die mit mangelhaftem Futter aufgezogen wurde; nach wenigen Wochen zeigte der Vogel eine Massenvermehrung von *Menacanthus* sp. Ebenso wurde eine Haustaube *(Columba livia)* mit unzureichendem Futter gehalten; sie zeigte neben vielen anderen Defekten einen so starken Massenbefall durch *Columbicola columbae* und *Campanulotes bidentatus compar*, daß dieser möglicherweise mitverantwortlich für den baldigen Tod des Tieres wurde. Ein mit falschem Futter aufgezogener Kolkrabe *(Corvus corax)* wurde 1966 dem Zoologischen Institut in Hamburg überbracht. Rheinwald konnte allein aus dem Behälter, in dem der Vogel transportiert worden war, 34 *Myrsidea anaspila* absammeln. Zu den Fällen der Massenvermehrung durch unsachgemäße Pflege müssen wohl auch die beiden Mäusebussarde gerechnet werden, von denen Eichler & Piechocki (1952) berichten. Allgemein scheinen bei gekäfigten Greifvögeln derartige Massenvermehrungen häufig aufzutreten.

Rheinwald hatte Gelegenheit, von einer Saatkrähe *(Corvus frugilegus)*, die durch falsche Ernährung allmählich zugrunde gegangen war, Mallophagen abzusammeln. Neben zahlreichen Milben (Acari) wurden insgesamt

Tabelle 4: Mallophagenbefall bei 8 Saatkrähen *(Corcus f. frugilegus)*

Corvus f. frugilegus	*Colpocephalum*			*Menacanthus*			*Myrsidea*		
	♂	♀	⊙	♂	♀	⊙	♂	♀	⊙
CA 517, 30. 10. 1967, Afghanistan	1	1	1	—	—	—	2	4	12
CA 705, 16. 2. 1968, Afghanistan	—	—	—	4	11	2	—	—	—
CA 711, 26. 2. 1968, Afghanistan	—	—	—	—	—	—	7	6	11
CA 714, 3. 3. 1968, Afghanistan	—	—	—	8	12	3	3	4	1
CA 721, 14. 3. 1968, Afghanistan	3	4	2	—	—	—	3	4	7
CA 925, 14. 1. 1969, Afghanistan	—	1	—	—	—	—	2	1	1
CA 1026, 20. 5. 1969 Afghanistan	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oktober 1968, Tübingen, Deutschland	**68**	**88**	**11**	—	—	—	**23**	**21**	**51**

381 Federlinge abgesammelt. In Tabelle 4 sind 7 von Klockenhoff in Afghanistan untersuchte Saatkrähen in ihrer Mallophagen-Fauna der des verhungerten Tieres gegenübergestellt. Bemerkenswert ist hier, daß offenbar alle vorhandenen Arten *(Menacanthus laticeps* hat wohl von vornherein gefehlt) eine Steigerung der Befallszahlen erfahren haben; besonders auffallend ist die Zunahme von *Colpocephalum fregili.*

Diskussion

Ein Zusammenhang zwischen einem Massenbefall von Mallophagen und Schäden an den Wirten ist offensichtlich vorhanden.

Bei Defekten an Schnäbeln und Beinen der Wirtsvögel wurde stets die abnorme Federlingsvermehrung (Ash 1960, Eichler 1963, Ledger 1970, Pomeroy 1962, Rothschild & Clay 1952) auf eine verminderte Putzleistung des defekten Körperteils zurückgeführt. Dabei ging man davon aus, daß bei einem gesunden Vogel der Schnabel bzw. die Krallen die Federlingsvermehrung einschränken. Da die einzelnen Mallophagengattungen, zumindest in ihrer Eiablage, auf bestimmte Körperregionen ihrer Wirte beschränkt sind, würden demzufolge bei einem bestimmten Defekt nur diejenigen Parasiten eine Möglichkeit zur Massenvermehrung erhalten, die im Putzbereich des geschädigten Körperteils des Wirtes liegen.

Brüelia			*Philopterus*			Gesamtbefall
♂	♀	⊙	♂	♀	⊙	
1	3	2	2	3	3	35
8	4	3	4	4	5	40
14	27	12	2	2	1	82
3	1	2	—	6	1	44
2	3	1	2	2	4	37
2	2	3	1	2	1	16
11	18	25	4	1	1	60
14	**28**	**11**	**19**	**22**	**7**	**363**

In den von uns genannten Fällen von Schnabelmißbildungen waren einmal *Ricinus,* zweimal Menoponidae (vermutlich *Menacanthus)* und einmal *Menacanthus* zur Massenvermehrung gekommen. Wie die meisten Amblyceren sind diese Federlingsarten, die auf dem ganzen Wirtskörper leben und ihre Eier im Hals- und Vorderbrustbereich ablegen, sehr beweglich und daher in der Lage, dem putzenden Schnabel durch rasches Ausweichen zu entkommen. Ein Schnabeldefekt würde also höchstens die Schlüpfrate der Eier begünstigen. Bei der Lachtaube war *Coloceras chinensis* (Ischnocera) vermehrt aufgetreten, eine Federlingsart, die nach Ledger (1970) überwiegend im Kopf-Hals-Bereich lebt. Ein Zusammenhang zwischen der Massenvermehrung der Federlinge durch eine verminderte Putzleistung des Wirtsschnabels läßt sich hier nicht erkennen.

Die Krallen der Füße putzen im wesentlichen den Kopf-Hals-Bereich. Der einbeinige Star (Ash 1960) hatte einen Massenbefall von *Sturnidoecus* und *Brüelia,* auf der einbeinigen Amsel fanden sich besonders viele *Ricinus. Sturnidoecus* lebt im Kopfgefieder, wo auch die Eier abgelegt werden, *Ricinus* lebt am ganzen Körper und legt die Eier an der Halsunterseite ab, und *Brüelia* lebt vorwiegend im Bauchgefieder, wo auch die Eier abgelegt werden. Die Massenvermehrung von *Sturnidoecus* und *Ricinus* ließe sich durch die verminderte Putzleistung der Vögel erklären, der Massenbefall von *Brüelia* dagegen nicht. Es ist also wenig wahrscheinlich, daß — wie die bisher bekannten Beispiele zeigen — die Vermehrungsrate der Mallophagen durch eine verminderte Putzleistung ihrer Wirtsvögel entscheidend beeinflußt wird. Auch Ledger (1970) hat schon darauf hingewiesen, daß das Putzen nur einer von verschiedenen Faktoren sein könne, die auf eine Federlingsvermehrung einwirken.

Während wir bei der Massenvermehrung der Mallophagen dem Putzen keine besondere Bedeutung beimessen können, ist seine Rolle bei der Evolution der Ischnoceren nicht zu bezweifeln. Anders wären die in zahlreichen Beispielen bekannt gewordenen konvergent entstandenen nirmoiden (Gefiederläuse) und docophoriden (Kopfläuse) Körperformen in dieser Unterordnung der Mallophagen nicht erklärbar.

In allen Fällen, in denen ein Mallophagen-Massenbefall mit äußerlich nicht erkennbaren, aber sicherlich vorhandenen Schäden des Wirtes oder der mangelhaften Haltung durch den Menschen in Zusammenhang gebracht wurde, kann die verminderte Putzleistung kaum als Ursache angesehen werden. Es wäre allenfalls daran zu denken, daß kranke oder schlecht gepflegte Tiere sich als Folge eines verminderten Wohlbefindens weniger putzen als andere. Dann aber müßten in allen derartigen Fällen sämtliche zur Massenvermehrung neigende Mallophagenarten eine Vermehrung zeigen. Dies ist aber, wie die Beispiele zeigen, im allgemeinen nicht der Fall. Von den aus der Literatur zusammengetragenen Beispielen und unseren Untersuchungen waren es in 16 Fällen, wo Massenbefall durch nicht-äußerliche Defekte oder Haltung verursacht worden war, 13mal nur 1 Federlingsart, die vermehrt auftrat; bei einer Haustaube (Ash 1960) waren es 2 Arten, bei einem Mäusebussard (Eichler & Piechocki 1953) und der Saatkrähe alle vorhandenen Arten, die sich vermehrt hatten. In den beiden letzten Beispielen war jedoch eine Art deutlich dominant (69 bzw. 47 %). Wir meinen, daß diese Befunde es nahelegen, daß auch hier das Putzen nicht der Hauptgrund für die Massenvermehrung gewesen sein kann.

Welche Ursachen könnten aber dann dem Zusammenhang zwischen Massenbefall und Schädigungen (Defekte, Krankheiten, falsche Haltung) zugrunde liegen? Die starke Wirtsspezifität der Mallophagen zeigt, daß die einzelnen Federlingsarten in hohem Maße an die speziellen Verhältnisse ihrer Wirte angepaßt sind. Daß die Mallophagen im Normalfall nicht überhand nehmen, zeigt ferner, wie ausgewogen hier das Wirt-Parasit-Verhältnis ist. Geringe Änderungen in der Umwelt der Mallophagen, d. h. geringe physische oder auch psychische Abweichungen vom „Normalvogel", könnten dieses Gleichgewicht empfindlich stören. So wäre es denkbar, daß gewisse Mallophagenarten bei Erkrankungen ihres Wirtes spontan aussterben. Hierüber gibt es — erklärlicherweise — weder Beobachtungen noch Untersuchungen, die schwere Züchtbarkeit der Federlinge läßt jedoch eine solche Vermutung keineswegs abwegig erscheinen. Eine Abweichung vom „Normalvogel" könnte aber auch zu einer Massenvermehrung einer oder mehrerer Mallophagenarten führen.

Das verminderte Putzen könnte eine solche Abweichung sein; offenbar ist dies jedoch nicht von großem Einfluß auf die Vermehrung. Vielmehr vermuten wir, daß Änderungen im Stoffwechsel des geschädigten Vogels (Schädigung im weitesten Sinne) die Vermehrung gewisser Federlinge begünstigen (vgl. Kartman 1949). So könnte man sich vorstellen, daß von der Haut Stoffe vermehrt abgegeben werden, die im Normalfall die Vermehrung einschränken. Bei langandauernden Schädigungen könnten auch Zusammensetzung und Struktur neuwachsender Federn in einer Weise verändert sein, die den Mallophagen günstigere Vermehrungsverhältnisse bietet. Es wäre auch daran zu denken, daß die Zusammensetzung des Bürzelsekrets und/oder dessen Verteilung im Gefieder geschädigter Vögel gestört ist. Darüber hinaus könnte ein geschädigter Vogel auch sein Verhalten ändern. Vielleicht stellt er die Federn seltener auf, schüttelt sich weniger oder nimmt seltener ein Sonnen-, Staub- oder Wasserbad.

Wir stellen uns vor, daß bei Änderungen sowohl des Verhaltens als auch des Stoffwechsels der Wirte einmal die eine, einmal die andere Parasitenart besonders günstige Vermehrungsbedingungen finden könnte, auch wenn die Schädigungen sehr ähnlich sind. Selten werden mehrere Mallophagen gleichzeitig verbesserte Vermehrungsbedingungen finden, da ihre spezifischen Ansprüche sehr verschieden sind. Die drei genannten Beispiele (Haustaube, Mäusebussard und Saatkrähe) zeigen jedoch, daß gleichzeitige

Vermehrung mehrerer Mallophagenarten möglich ist. Man muß damit rechnen, daß sich bei ganz verschiedenen Schädigungen des Wirtes die Umweltverhältnisse der Parasiten gleichsinnig ändern könnten; dies würde dazu führen, daß bei ganz unterschiedlichen Schädigungen die gleiche Mallophagenart vermehrt auftritt (s. bei Singvögeln *[Menacanthus]* und Hühnern *[Eomenacanthus]*).

Die Kélersche Regel (die Massenvermehrung bei einem Wirtsindividuum betrifft im allgemeinen nur eine Parasitenart — diese unterdrückt dabei oft die Vermehrung der anderen. Eichler 1963: 107) wurde bisher stets unter dem Gesichtspunkt der Konkurrenz synhospitaler Arten gedeutet. Nach unseren Überlegungen käme das Phänomen, das die Kélersche Regel beschreibt, durch die hohe Spezialisation der Mallophagen zustande. Daß gewisse Arten durch die Massenvermehrung einer Art unterdrückt werden, könnte ganz andere Ursachen haben. Zudem gibt es nach unteren Untersuchungen und den Literaturangaben dafür keinerlei Hinweise. Wir meinen, daß es möglich ist, mit Experimenten, die wir in nächster Zeit durchführen wollen, manche dieser Fragen zu lösen.

Zusammenfassung

Faktoren, die Intensität und Extensität des Mallophagenbefalls beeinflussen, werden aus der Literatur zusammengestellt. Tabelle 1 gibt Beispiele für den Normalfall bei 45 Vogelarten.

Demgegenüber beobachtet man Massenbefall selten. Literaturangaben und eigene Befunde werden angeführt und diskutiert. Ein Zusammenhang zwischen Schädigungen an den Wirten (Defekte an Schnabel und Beinen, sowie durch Käfighaltung und andere Ursachen) und Massenbefall ist offensichtlich. Die bisher bekanntgewordenen Beispiele stützen jedoch nicht die These, daß allein die verminderte Fähigkeit zum Putzen — verursacht durch Defekte an Schnabel und Beinen — die Vermehrung der Mallophagen begünstigt. Es wird diskutiert, wieweit die Schädigung der Wirte zu einer Umweltveränderung für die Mallophagen führt. Dies könnte durch Änderungen im Verhalten oder im Stoffwechsel der Wirte geschehen. Hierdurch würde das ausgewogene Verhältnis von Faktoren, die die Vermehrung der Mallophagen fördern und hemmen, gestört. In Einzelfällen könnte hierdurch eine Massenvermehrung ausgelöst werden.

Summary

Mallophaga infestion in Birds. Extreme numbers caused by hosts' injuries

Factors that effect the intensity and extensity of Mallophaga infestation are cited from literature. In tab. 1 examples of normal numbers of Mallophaga of 45 bird species are given.

On the contrary extreme infestation is rare. From literature together with own investigations extreme infestation is listed and discussed. A correlation of injuries of the hosts (e. g. defects of mandible or legs, as well as injuries from caging and other causes) with extreme infestation is obvious. The examples known till now do not support the view that the reduced ability for preening

— caused by the defects of mandible or legs — favours the increase of Mallophaga. It is discussed to what extend the injuries of the hosts lead to a change in the environment of the parasites. This could happen by an alternation of the hosts' behaviour and metabolism. By this the balanced relations of factors that favour and reduce the increase of Mallophaga are disturbed. In special cases this could lead to an abnormal intensity of infestation.

Literatur

Ash, J. S. (1960): A study of the Mallophaga of birds with particular reference to their ecology. — Ibis 102: 93—110

Clay, T. (1966): A new species of *Strigiphilus* (Philopteridae: Mallophaga). — Pacific Insects 8 (4): 835—847

Dogiel, V. A. (1963): Allgemeine Parasitologie. — Parasitol. Schriftenreihe Bd. 16 (Jena)

Eichler, Wd. (1963): Mallophaga. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 5, III. Abt., 7. Buch (Leipzig)

— u. R. Piechocki (1952): Untersuchungen zur Epidemiologie der Außenparasiten. VI. Massenauftreten von Bussard-Federlingen. — Arch. Exp. Vet. med. 6: 249—261

Hopkins, G. H. E. (1949): The host-associations of the lice of mammals. — Proc. zool. Soc. London 119: 387—604

— and T. Clay (1952): A checklist of the genera and species of Mallophaga. London

Kartman, L. (1949): Preliminary Observations on the Relation of Nutrition to Pediculosis of Rats and Chickens. — J. Parasit. 35: 367—374

Ledger, J. A. (1970): Extoparasite load in a laughing dove with a deformed mandible. — Ostrich 41: 191—194

Meinertzhagen, R., and T. Clay (1948): List of Mallophaga collected from birds brought to the Society's Prosectorium. — Proc. zool. Soc. London, 117: 675—679

Niethammer, G. (1962): Mensch und Klima: Die Wüste. — Naturw. Rundschau 15: 52—56

Pomeroy, D. E. (1962): Birds with abnormal bills. — Brit. Birds 55: 49—72

Rheinwald, G. (1968): Die Mallophagengattung *Ricinus* De GEER, 1778. Revision der außeramerikanischen Arten. — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 65: 181—326

Rothschild, M., and T. Clay (1952): Fleas, Flukes & Cuckoos. London

Samuel, W. M. and D. O. Trainer (1971): Seasonal fluctuations of *Tricholipeurus parallelus* (Osborn, 1896) (Mallophaga: Trichodectidae) on White-tailed Deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780) from South Texas — Amer. Midl. Nat. 85 (2): 507—513

Anschriften der Verfasser: Dr. Heinrich Klockenhoff u. Dr. Goetz Rheinwald, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164; Michael Wink, 53 Bonn, F.-A.-Schmidt-Weg 39.

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. W. Kloft

Zur Biologie des Hummelparasiten *Sphaerularia bombi* Dufour 1886 (Nematoda, Tylenchida)

Von

GÜNTER MADEL

Die Lebensweise des in der Leibeshöhle verschiedener Hummelköniginnenarten parasitierenden weiblichen Nematoden *Sphaerularia bombi* wurde von Schneider (1866), Leuckart (1887), Hattingen (1956) und Stein (1956 a+b) beschrieben. Trotzdem sind unsere Kenntnisse über diesen hochinteressanten Fadenwurm in vielerlei Hinsicht noch sehr lückenhaft.

Vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Lebensweise des Parasiten; die mitgeteilten Befunde sind Ausgangspunkt einer ausführlichen Studie über *Sphaerularia bombi,* die Untersuchungen zur Histologie, Epidemiologie und Stoffwechselphysiologie zum Inhalt hat.

Die Untersuchungen von Hattingen (1956), Stein (1956 a+b), Madel (1966) haben gezeigt, daß in bestimmten Gebieten in und um Bonn die Befallsintensität und -extensität der Hummelköniginnen mit *Sphaerularia bombi* sehr hoch ist. Die Erdhummel *Bombus terrestris*, die Steinhummel *B. lapidarius* und die Mooshummel *B. pratorum* zeigten von den 10 in Bonn und Umgebung untersuchten Arten den stärksten Sphaerulariabefall. Bei *B. terrestris* betrug der Parasitierungsgrad nicht selten bis zu 50 %. Die im folgenden dargelegten Befunde beziehen sich deshalb ausschließlich auf Untersuchungen und Beobachtungen an Hummeln, die in Bonn (Kreuzberg, Botanischer Garten) und der Umgebung (Alfter) gefangen wurden.

Herrn Prof. Dr. W. Kloft schulde ich Dank für seine kritische Durchsicht des Manuskriptes. Für die wertvollen Ratschläge und die Mithilfe bei der Gestaltung der graphischen Darstellung des Entwicklungskreislaufes von *Sphaerularia bombi* danke ich Herrn Dr. E. Wolfram auch an dieser Stelle sehr herzlich.

Der Entwicklungskreislauf von *Sphaerularia bombi*

(vgl. Abb. 1, Fig. 1—10)

Die ca. 1,1 mm langen Sphaerulariaweibchen dringen während der Herbstmonate auf noch unbekanntem Wege (eine Einwanderung über Mund, After, Stigmen oder durch die Intersegmentalhäute wäre möglich)

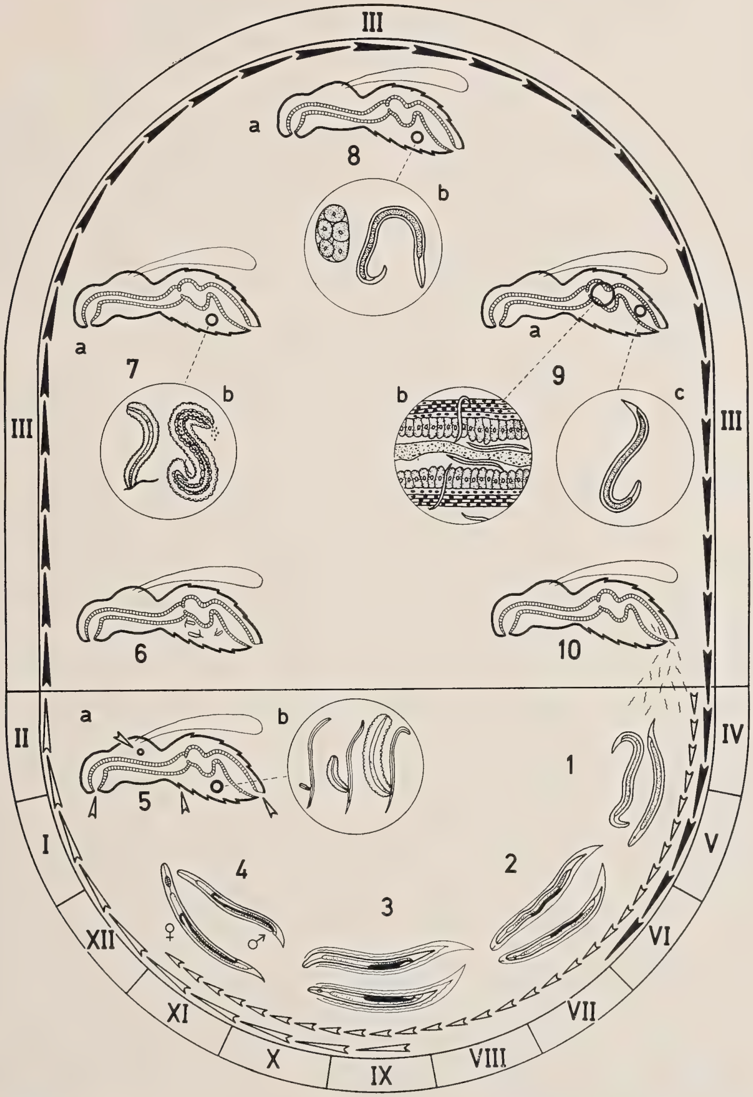

III
a
8
b
a
7
b
a
9
b
c
III
III
6
10
a
b
II
5
1
IV
I
4
2
V
3
♀
♂
XII
VI
XI
VII
X
IX
VIII

Abb. 1. (Fig. 1—10):
Entwicklungskreislauf von *Sphaerularia bombi.* Original. Erklärung der Symbole:

◀ Freilandphase der infizierten Hummelkönigin

◁ Überwinterungsphase einer diesjährig infizierten Hummelkönigin

◁ Freilandphase der *Sphaerularia*-Larven

◁ Auswanderungsphase der *Sphaerularia*-Larven (aus dem Wirt)

◀ Einwanderungsphase der weiblichen Sphaerularien (in den Wirt)

◁ I—XII = Januar bis Dezember

◁ Weitere Erklärungen im Text.

in die Leibeshöhle überwinternder Hummelköniginnen ein und beginnen hier mit der höchst eigenartigen Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane (Fig. 5 a+b).

Nach Leuckart (1887) stülpt sich die Vagina des weiblichen Wurmes handschuhfingerartig durch die Vulva des Weibchens nach außen, wobei sie gleichzeitig die übrigen Teile des Geschlechtstraktes (Uterus und Ovar) nachzieht. Schließlich befindet sich der gesamte Geschlechtstrakt außerhalb des Wurmes (Fig. 5 a+b). Während des Ausstülpungsprozesses wächst auch ein Teil des Darmtraktes des weiblichen Wurmes durch Divertikelbildung in den ausgestülpten Sphaerulariaschlauch hinein und übernimmt in diesem als „Fettkörper“ Speicherfunktionen. Die ehemaligen Vaginazellen werden zum nahrungsresresorbierenden Epithel. Der anhängende Wurm ist für die weitere Entwicklung des Schlauches ohne jede Bedeutung; er stirbt während der unterschiedlichsten Entwicklungsstadien des Schlauches ab (Leuckart 1887).

Nach eigenen Befunden vollzieht sich die Entwicklung des Parasiten im Wirt wie folgt: Zunächst kann sich der ausgestülpte Sphaerulariaschlauch in Abhängigkeit von den Freilandtemperaturen und dem Zeitpunkt der Infektion im Verlaufe der Winterruhe verschieden weit entwickeln. Hummeln, die im Frühjahr nach Beendigung ihrer Winterruhe gefangen wurden, können deshalb in ihrer Leibeshöhle Sphaerulariaschläuche in den verschiedensten Entwicklungszuständen beherbergen. Nicht selten hat der ausgestülpte Geschlechtstrakt der *Sphaerularia*-Weibchen bereits im zeitigen Frühjahr seine definitve Größe — ca. 20 mm lang und 1—2 mm dick — erreicht (Abb. 1, Fig. 7 a+b).

Nachdem die Hummel ihr Winterquartier verlassen hat, reifen dann im Sphaerulariaschlauch (Fig. 8 a+b) unzählige Eier heran, die im Vier-bis Acht-Blastomerenstadium in die Leibeshöhle des Wirtes abgegeben werden (Hattingen 1956). 4- bis 7 Tage später schlüpfen die Larven aus dem Ei. In diesem Entwicklungsstadium sind die Larven noch nicht auswanderungsfähig („unreife“ Larven). Normalerweise halten sie sich bis zum Auswandern in der abdominalen Leibeshöhle auf; die Larven können aber auch in den Thorax und aktiv oder passiv (über das Dorsalgefäß) in den Kopf einwandern. Die Sphaerularien dringen auch häufig in die Skelett- und Flugmuskulatur sowie den Fettkörper ihres Wirtes ein und schädigen mehr oder weniger stark die Gewebe. Höchstwahrscheinlich vermögen die Larven über Verzweigungen des Tracheensystems auch ins Gehirn einzudringen. Die Nahrungsaufnahme der Larven erfolgt osmotisch aus der Wirtshaemolymphe über die Körperoberfläche; gespeichert werden die Nährstoffe in den Darmzellen (Madel 1966).

Nach 8 bis 10 Tagen sind die Parasiten zu „reifen“, auswanderungsfähigen Larven herangewachsen. Diese Larven durchbohren das Mitteldarmepithel, wandern im extraperitrophischen Raum des Darmlumens zum Enddarm und verlassen via Anus aktiv oder passiv den Wirt (Fig. 9 a, b, c und 10); was in der Regel von April bis Juni erfolgt. Nach einem auf 1 bis 2 Tage begrenzten Umherkriechen auf der Erde, währenddessen die meisten Larven charakteristische Winkbewegungen zeigen, verkriechen sich die Larven unter die Erde, wo sie nach kurzer Wanderung zur Ruhe kommen (Fig. 1).

Im Verlaufe der mehrmonatigen Freilandphase ernähern sich die Larven ausschließlich von den Nahrungsstoffen, die sie während der Embryonalentwicklung vom Sphaerulariaschlauch erhalten oder selbst aus der Wirtshaemolymphe osmotisch aufgenommen haben (vgl. oben). Nach zwei Häutungen (Fig. 2+3) werden die Würmer geschlechtsreif (Madel 1966). Nach der Begattung sterben die Männchen ab; die Weibchen infizieren die Hummelköniginnen.

Das Verhalten parasitierter Hummelköniginnen

Die Hummelköniginnen verlassen ihre Winterquartiere mit mehr oder weniger großen zeitlichen Verschiebungen. Sie sind abhängig von Arteigentümlichkeiten mit den jeweils im Frühjahr verschiedenen Freilandtemperaturen (Stein 1956 a). — In den ersten 1—2 Wochen ist der Nestbauinstinkt der Hummeln noch nicht entwickelt; die Tiere befliegen während dieser Zeit nur Blüten, um ihren Eigenbedarf an Nektar und Pollen zu dekken.

Parasitierte und nichtparasitierte Hummelköniginnen derselben Art erscheinen im Frühjahr zur gleichen Zeit, d. h. die Parasitierung induziert weder eine Verlängerung noch eine Verkürzung der Winterruhe des Wirtes. Dagegen verlassen die von Strepsipteren (Fächerflügler) befallenen Andrenen (Sandbienen) ca. 4 Wochen früher als die gesunden Bienen ihre Winterquartiere (Brandenburg 1953).

In den ersten 1—2 Wochen zeigen mit *Sphaerularia bombi* infizierte Hummeln gegenüber nichtinfizierten Hummeln in ihrem Verhalten keine erkennbaren Unterschiede. Erst zu der Zeit, da nichtparasitierte Hummelköniginnen einen geeigneten Nistplatz gefunden und mit der Nestgründung begonnen haben, können infizierte und nicht infizierte Hummelköniginnen auf Grund verschiedenartiger Verhaltensweisen unterschieden werden. Von *Sphaerularia bombi* befallene Tiere haben die Fähigkeit, Pollen einzutragen, verloren (Hattingen 1956). Beobachtet man solche Hummeln bei ihren Flügen und Blütenbesuchen, so kann man erkennen, wie sie ihr hinteres Beinpaar bewegungslos nach unten hängen lassen; gesunde Königinnen führen dagegen mit diesen Extremitäten die charakteristischen höselnden Bewegungen aus. Die Unfähigkeit der sphaerularisierten Hummeln

Pollen einzutragen, hängt nicht vom Parasitierungsgrad (= Befallsintensität) ab; ein einziger Sphaerulariaschlauch bewirkt die gleichen Ausfallerscheinungen wie zwei oder mehr Schläuche.

Neben der Unfähigkeit Pollen zu sammeln zeigen die parasitierten Königinnen weitere, von der nichtinfizierten Hummel abweichende Verhaltensweisen. Ich machte hierzu folgende Beobachtungen:

a) Die Blütenbesuche parasitierter Hummelköniginnen sind sehr viel kürzer als die gesunder Exemplare. Der leckend-saugende Rüssel wird bei der Nahrungsaufnahme häufig nur sekundenlang ausgeklappt; sehr oft wird der vorhandene Nektar überhaupt nicht aufgeschlürft. Bei solchen parasitierten Hummeln könnte man dieses Verhalten, welches offensichtlich ein abgekürztes Normalverhalten darstellt, überdies als „nervös" und „unruhig" bezeichnen.

b) Die Flüge der infizierten Hummelköniginnen werden zunehmend schwerfälliger. Der langsame, träge Flug dicht über dem Erdboden, das Aufspüren von Löchern im Erdboden, das Aufwühlen von Erdreich mit den Extremitäten ist für alle infizierten Exemplare charakteristisch.

Das unter b) geschilderte Flugverhalten, das übrigens bei jenen Hummeln besonders stark ausgeprägt ist, deren Leibeshöhle auf Grund der hohen Befallsintensität besonders viele Eier und Larven enthält, wurde bereits von Hattingen (1956) und Stein (1956 a) beobachtet. Die Autoren betonen die Ähnlichkeit dieser Verhaltensweise der infizierten Hummeln mit der nichtinfizierter winterquartiersuchenden Hummelköniginnen.

Da die Untersuchungen von N. B. Palm (1948) und Hattingen (1956) ergaben, daß die Hummelgonaden unter dem Einfluß des Parasiten degenerieren, dürften die besonderen Verhaltensweisen sphaerularisierter Hummeln auf diese Rückbildung der Geschlechtsorgane zurückzuführen sein. Palm (1948) stellte bei seinen Untersuchungen weiterhin fest, daß die Corpora allata der Hummelköniginnen durch die Stoffwechselprodukte des Parasiten geschädigt werden und dadurch die Ovarienentwicklung in der Hummelkönigin unterbleibt. — Nach unserem derzeitigen Wissen über Insekten steuern die Corpora allata die Proteinsynthese in den heranwachsenden Eiern in der Weise, daß ihr Hormon die in den Fettkörpern gespeicherten Einweiße mobilisiert und somit zu transportfähigen Aminosäuren abbauen läßt; die Abbauprodukte werden über die Haemolymphe zu den Ovarien transportiert und in den Eiern zu Dottereiweiß synthetisiert (Engels 1965 und Engels & Bier 1967). Die Degeneration der Hummelovarien wäre demnach nicht auf direktem Weg durch Entzug der für den Aufbau bestimmten Nahrungsstoffe aus der Haemolymphe erfolgt, sondern auf indirektem Weg durch die Verhinderung der Proteineinlagerung in die Oocyten. Die von mir durchgeführte elektrophoretische Trennung der Haemolymphproteine ergab bisher in keinem einzigen Fall einen signifikanten Unterschied zwischen den Proteinfraktionen parasitierter und nichtparasitierter Hummelköniginnen, ein Indiz mehr für die Annahme, daß die Degeneration der Gonade nicht die Folge einer Nahrungskonkurrenz zwischen Ovar und Parasit ist, sondern durch die Schädigung der Corpora allata hervorgerufen wird.

Die Auswanderungsphase der *Sphaerularia*-Larven

Nach Ausstoßung der Eier im Vier- bis Acht-Blastomerenstadium entwickeln sich die Larven innerhalb von 4 bis 7 Tagen. Durch reibend-pressende Bewegungen des stilettlosen Kopfes wird die Eihülle gesprengt. Die geschlüpften Larven sind 0,7 mm lang und 0,02 mm dick (n = 20) und enthalten in allen Mitteldarmzellen in lockerer Anordnung Reservestoffe in Form von Fetten und Glycogen, wobei das Fett den überwiegenden Anteil ausmacht. Darmlumen ist bei den *Sphaerularia*-Larven durch ein Zusammenwachsen der Darmzellen total reduziert, worauf schon Leuckart (1887) hinwies. — Innerhalb von 8—10 Tagen werden über die Körperkutikula soviel Nahrungsstoffe aus der Wirtshaemolymphe osmotisch aufgenommen und als Fette und Glykogen in den Mitteldarmzellen gespeichert, daß sämtliche Lücken in den Mitteldarmzellen damit ausgefüllt werden (Madel 1966). Während dieser Zeit sind die Larven von 0,7/0,02 mm auf 0,8/0,02 mm herangewachsen, wobei aber keine Häutungen mehr stattfinden. Im Gegensatz zu dieser Art häutet sich die ähnliche Art *Spaerulariopsis stammeri* nach Wachek (1955) im Wirt zweimal.

Diese so entstandenen „reifen" Larvenformen sind nun in der Lage den Wirt zu verlassen. Gegenüber den „unreifen" Stadien sind sie — abgesehen von dem erwähnten unterschiedlichen Füllungsgrad der Mitteldarmzellen — dadurch zu unterscheiden, daß sie keine weitere Nahrung mehr aufnehmen können, was mit veränderten Permeabilitätsverhältnissen der Körperkutikula zu erklären sein dürfte. Im Gegensatz zu den unreifen Larven zeigte die Körperbedeckung auswanderungsfähiger Larven gegenüber Neutralrot, Sudanschwarz B sowie Radiophosphat keine oder eine nur sehr geringe Durchlässigkeit.

Reife Larven sind außerdem durch eine größere und anders geartete Mobilität von unreifen Stadien zu unterscheiden. Unreife Larven zeigen eine langsame ringelnde, reife Larven eine lebhaft schlängelnde Bewegung. Die Ursache für diese verschiedenartigen Bewegungen kann nur vermutet werden. Vielleicht ist die Längsmuskulatur zu Beginn der larvalen Entwicklung noch nicht voll funktionstüchtig oder die Elastizität der Cuticula, welche bekanntlich neben dem hydrostatischen Skelett als Antagonist der Körperwandmuskulatur fungiert, ist noch nicht genügend entwickelt. In diesem Zusammenhang sei auf die unterschiedliche Permeabilität der Cuticula von unreifen und reifen Larven verwiesen; möglicherweise besteht eine Korrelation zwischen Durchlässigkeit und Elastizität der Cuticula. Hierbei bedeutet große Durchlässigkeit schwache Elastizität und geringe Durchlässigkeit starke Elastizität.

Die Masse der *Sphaerularia*-Larven befindet sich im Abdomen des Wirtes. Man beobachtet sie aber auch in nicht geringer Zahl zwischen der Thoraxmuskulatur und im Kopf.

Da im Lumen des Rückengefäßes häufig Larven gefunden werden, ist anzunehmen, daß sie über diesem Weg passiv in den Kopf gespült werden (Abb. 2). Für die meisten Larven dürften Kopf und Thorax eine Sackgasse sein, es sei denn, daß die Larven wieder zurück in das Hummelabdomen gelangen und von dort den normalen Auswanderungsweg finden. Der hierzu notwendige Durchbruch ins Darmlumen muß aber auf mechanische Weise erfolgen, da die Larven funktionstüchtiger Oesophagusdrüsen, die lysierende Sekrete produzieren könnten, entbehren. Die Kontrolle vieler histologischer Mitteldarm-Quer- und -Längsschnitte zeigte, daß die Larven interzellulär durch die Darmwand ins Darmlumen gelangen müssen. Eine Zerstörung bzw. Schädigung von Darmzellen konnte nicht festgestellt werden, was zweifellos bei einer intrazellulären Durchdringung des Darmes der Fall wäre. Eine intrazelluläre „Passage" würde sich auch in Anbetracht der hohen Fortpflanzungsrate des Parasiten sowohl für ihn als auch für den Wirt verhängnisvoll auswirken: Die Schädigung des Darmepithels hätte eine „Vergiftung" der Wirtshaemolymphe und damit den Tod des Wirtes zur Folge.

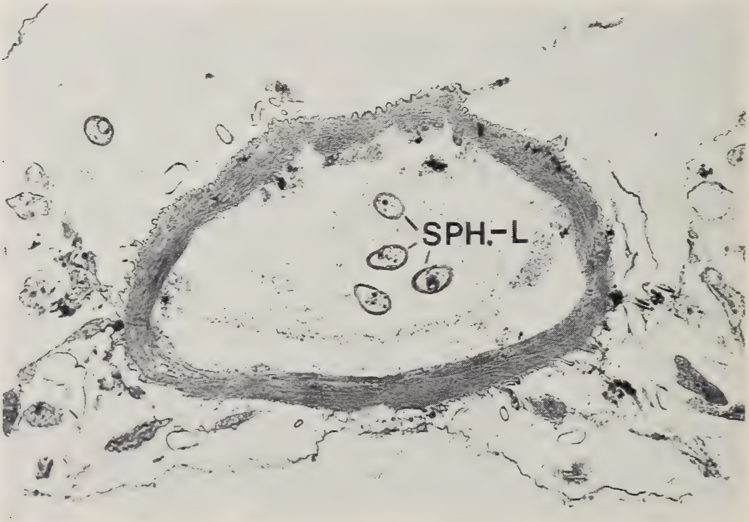


Abb. 2. Querschnitt durch das Dorsalgefäß einer infizierten Königin von *B. pratorum*. 7 μ, Azan. — SPH.-L. = quergeschnittene Sphaerularialarven

Die in das Darmlumen eindringenden Larven zeigen ein thigmotaktisches Verhalten. Sie scheinen meist (oder immer?) in die Epitheleinfaltungen des Darmes, die durch Ausbildung von eng beieinanderliegenden Ringwülsten entstanden sind, einzudringen und sich von hier aus durch die Interzellubren zu bohren. Die Epitheleinfaltungen dienen den Larven offensichtlich als Widerpart während ihrer Bohrbewegungen. Haben die Larven das Darmlumen erreicht, so durchbohren sie nicht die perithrophische Membran des Mitteldarmes, sondern verbleiben im extraperitrophischen Raum. Dieses Verhalten ist im Hinblick auf die Tatsache von Bedeutung, daß sich oft mehrere, durch Delamination des gesamten Mitteldarmepithels entstandene Schichten dieser Membran ineinandergeschachtelt im Darmlumen der Hummel befinden. Für die weitere Entwicklung der auswandernden Larven ist es vollkommen belanglos, ob sie im intra- oder extraperitrophischen Raum wandern. Durch das Auswandern im extraperitrophischen Raum „erspart" sich die Larve den energieverzehrenden Weg durch die vielschichtige peritrophische Membran.

In den Monaten April bis Juni (s. Abb. 1, Fig. 10+1) verlassen die *Sphaerularia*-Larven aktiv durch Eigenbewegungen den Wirt. Der passive Weg (die Ausscheidung der Larven während der Kotabgabe) kommt relativ selten vor; sofern dieser Fall eintritt, sind die Larven, wie bereits Hattingen (1956) beobachten konnte, bestrebt den Kottropfen möglichst schnell zu verlassen. In Abhängigkeit von den herrschenden Außentemperaturen und ihrer Artzugehörigkeit gehen die umherfliegenden gesunden Hummelköniginnen im Monat Mai sukzessiv an Zahl zurück, da sie inzwischen ihre Tätigkeit ausschließlich auf das Brutgeschäft beschränkt haben. Den Außendienst versehen nun die mittlerweile herangewachsenen Arbeiterinnen. Fast alle zu dieser Zeit trotzdem noch fliegenden Hummelköniginnen sind dann parasitiert; sie zeigen wegen der durch die Sphaerularisierung bedingten Degeneration der Gonaden keinen Nestbautrieb. Diese Hummeln verbreiten aber bei ihren noch weiterhin stattfindenden Flügen und Blütenbesuchen sowie beim Aufsuchen von Erdlöchern die *Sphaerularia*-Larven im Biotop. Ende Juni sind die meisten sphaerularisierten Hummeln gestorben.

Die Freilandphase des Parasiten

Nachdem die *Sphaerularia*-Larven ihren Wirt via Anus verlassen haben, zeigen sie als Einzeltier und im Verein mit anderen (viele Larven winden sich zu einem „zopfartigen" Gebilde) ein ausgeprägtes „Winkverhalten". Es konnte aber festgestellt werden, daß eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Larven nicht „winken" und sich bereits nach wenigen Stunden in die Erde verkriechen.

Wie allgemein bekannt ist, sind jene Nematodenlarven, welche ephemere Lebensstätten wie Aas, Exkremente etc. besiedeln, entscheidend auf

Phoresie (durch Arthropoden) angewiesen. Nematoden mit dieser Lebensweise zeigen häufig ein sog. „Winkverhalten", wodurch ihnen die Chance zu einer Kontaktnahme mit einem Transporttier (z. B. aasfressende Arthropoden) erleichtert wird. Es lassen sich folgende „Winkformen" unterscheiden: Platzwinker, Kriechwinker, Bäumchenwinker (Sachs 1950, zitiert nach Rühm 1956) und Röhrenwinker (Osche 1952). Nach Rühm (1956) sollen die Bäumchenwinker eine Mischung aus Platz- und Kriechwinkern darstellen. Die Platzwinker verharren stets am selben Platz; sie sind in hohem Maße auf eine Übertragung auf andere „frische" Habitate angewiesen. Steht der Vektor nicht zur Verfügung, so sterben diese Nematoden ab; demgegenüber sollen die Kriechwinker in der Lage sein, beim Fehlen von Vehikeln aktiv einen ihnen zusagenden Biotop aufzusuchen.

Das Winkverhalten von *Sphaerularia* entspricht nach Ansicht des Verfassers offensichtlich dem Mischtyp aus Platz- und Kriechwinkern. Dieses Verhalten kann aber auf Grund der von äußerer Nahrungszufuhr unabhängiger Lebensweise der *Sphaerularia*-Larven nicht dem Transport durch Insekten zum Zwecke der Neubesiedlung von frischen Nahrungsquellen dienen, sondern höchstens zur Ausbreitung der Larven. Eine biologische Bedeutung des „Winkens" ist in diesem Sinne ist aber wenig wahrscheinlich, da sich sonst die kontrollierten *Sphaerularia*-Gebiete vergrößern müßten. Solche Arealverbreitungen konnte ich aber bisher nicht nachweisen. Eine

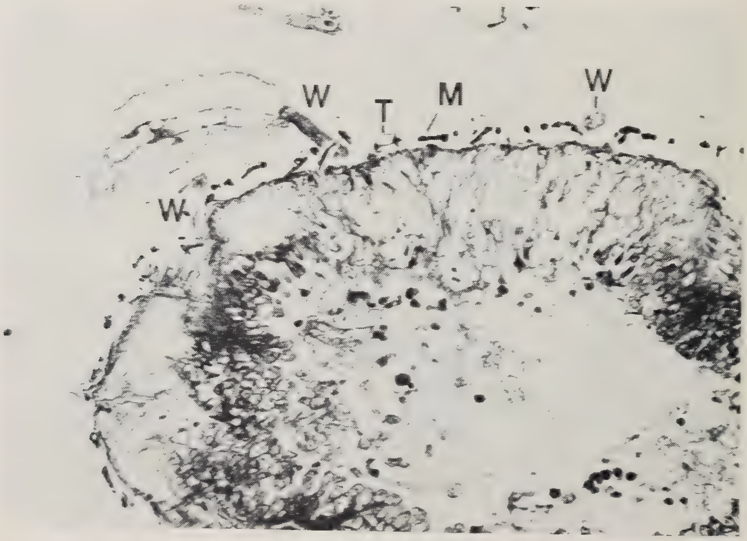


Abb. 3. Ausschnitt eines Mitteldarmquerschnittes einer infizierten *B.-terrestris*-Königin. — 29. 3. 1971. 7 μ, Azan. — M = Muscularis, T = Tracheen, W = quergeschnittene *Sphaerularia*-Weibchen; ein Weibchen mit ausgestülptem Geschlechtstrakt (= Sphaerulariaschlauch)

Verschleppung von *Sphaerularia*-Larven durch Arthropoden könnte, das sei hier erwähnt, allerdings dann von Bedeutung werden, wenn Hummeln etwa durch Kulturmaßnahmen daran gehindert würden ihre „angestammten" Winterquartiere aufzusuchen. Auf diese Weise ist z. B. ein Gebiet im Siebengebirge (Rosenau), das seit gut einem Jahrzehnt als ein stark verseuchtes Biotop bekannt ist (Hattingen 1956, Stein 1956 b, Madel 1966), seit einigen Jahren durch forstliche Kultivierung als Hummelbiotop verlorengegangen; die Hummeln wurden gezwungen, neue Biotope in der Nähe zu finden. Dabei könnte nun der Fall eintreten, daß die neuen Lebensräume Sphaerularien beherbergen, die statt durch Hummeln durch andere als Vektoren dienende Insekten dorthin transportiert wurden und so den Ausgangspunkt einer weiteren „Durchseuchung" der Hummelweibchen darstellen (Lehmensick mdl.). Die Phoresie würde in diesem Falle weniger der Ausbreitung als der Erhaltung des Parasiten dienen. Der Nachweis dieser Verhältnisse ist jedoch bisher noch nicht gelungen.

Nach 1—2 Tagen ist die oberirdische Wanderphase beendet und die Larven verkriechen sich in die Erde. Im Erdboden wandern die Larven noch mehrere Tage umher. Sie können während dieser Zeit bis zu einem halben Meter weit und 20 cm tief kriechen (Madel 1966). Die zurückgelegten Entfernungen sind weitgehend von der Struktur und dem Feuchtigkeitsgehalt des Erdbodens abhängig. Untersuchungen von Crofton (1954) und Wallace (1958) haben überdies gezeigt, daß besonders die Dicke des Wasserfilms einen entscheidenden Einfluß auf die Fortbewegung von Nematodenlarven hat. So ist die Wandergeschwindigkeit des Pflanzenparasiten *Heterodera schachti* bei einer Wasserfilmdicke von 2 bis 5 μ am größten. Innerhalb von einer Stunde legen diese Fadenwürmer unter solchen Bedingungen eine Wegstrecke von 100 mm zurück. Bei einer Dicke des Wasserfilms von 5 bis 10 μ beträgt die zurückgelegte Distanz nur noch 40 mm; bei einer Schichtdicke von 1 μ aber kaum 1 mm. Die mit der Abnahme der Wasserfilmdicke zunehmenden Spannungen im Wasserfilm behindern offensichtlich die Bewegungen der Nematoden. In den Laborversuchen fand ich die meisten Larven in 10 bis 15 cm Erdtiefe. Da die Überwinterungsplätze der Hummelköniginnen ähnlich tief liegen, könnte dieses Verhalten den *Sphaerularia*-Larven das Auffinden ihrer Wirte erleichtern.

Besonders interessant war die Beobachtung, daß sich alle Larven nach Abschluß ihrer Wanderung in verrotteten Pflanzenteilen verkriechen, zusammenrollen und in dieser Position bis zum Eintritt der Geschlechtsreife verharren. Das Eindringen der Larven in Pflanzenteile ist sicher als ein Zeichen des Feuchtigkeitsbedürfnisses zu deuten, das am ehesten in einem solchen Mikrohabitat, wie es ohne Zweifel diese Pflanzenteile darstellen, erfüllt werden kann (Madel 1966).

Unter Laborbedingungen, d. h. bei gleichmäßiger Applikation vieler reifer *Sphaerularia*-Larven auf die Erdoberfläche der Zuchtgefäße, fanden sich später in den Pflanzenteilen sehr häufig mehrere Larven beieinanderliegend. Ob dieses Verhalten auch unter Freilandbedingungen zu beobachten ist, kann ich nicht entscheiden. Im Stadium der Geschlechtsreife könnten diese Aggregationen von besonderer Bedeutung werden, denn sie erhöhen die Chance der Geschlechterfindung und die Begattung beträchtlich. Bei den auswandernden Larven bestehen die Gonadenanlagen in beiden Geschlechtern nur aus einer einzigen Zelle (Leuckart 1887), die sich im ersten Drittel der hinteren Körperhälfte befindet und sich vom Darm kaum erkennbar abhebt. — Daß sich die Larven in jenen Pflanzenteilen weiterentwickeln, kann über viele Wochen lang nur an einer unbedeutenden Längenzunahme der Würmer und einer geringfügigen Vergrößerung der Geschlechtsorgananlagen erkannt werden (Madel 1966). Nach vier bis fünf Wochen besitzt die Mehrzahl der *Sphaerularia*-Larven 6- bis 8zellige Geschlechtsorgananlagen; nur relativ wenige Exemplare haben zellenreichere Gonadenanlagen entwickelt (40 Zellen).

Die während ihres parasitären Lebens in den Darmzellen gespeicherten Nährstoffe unterliegen in den ersten 2 bis 3 Monaten keinen (jedenfalls optisch) faßbaren Abbauprozessen. Sowohl der Energiestoffwechsel als auch der Baustoffwechsel sind äußerst geringfügig, da eine Lokomotion der Larven nur während der ersten Tage ihrer Freilandphase stattfindet (vgl. S. 137) und die Geschlechtsorgane, wie erwähnt, nur sehr langsam heranwachsen. Eine forciertere Weiterentwicklung der Geschlechtsorgane beobachtete ich nur zur Zeit der Häutungen. Während drei Beobachtungsjahren (1966, 1970, 1971) häuteten sich die meisten Larven in Laborzuchten in den Monaten September und Oktober. Die erste Exuvie wird nicht abgestreift, sonder umgibt die Larve in Form einer sehr dehnungsfähigen Scheibe, in der sich die Larve gut bewegen und drehen kann. Innerhalb dieser Haut vollzieht sich in wenigen Tagen die zweite Häutung; die entstehende zweite Exuvie ist deutlich dünner als die erste und entbehrt außerdem der oralen und analen Kutikulafäden (Madel 1966). Ich bin (bestärkt durch die gleichen Untersuchungsergebnisse in den Jahren 1970 und 1971) nach wie vor der Meinung, daß es sich hierbei um eine echte 2. Häutung handelt. Darin stimme ich mit Leuckart (1887) überein, befinde mich aber im Widerspruch zu Wachek (1955), der für *Sphaerularia bombi* nur eine Häutung angibt.

Die adulte *Sphaerularia bombi* verläßt die zweite Exuvie bevor sie aus der ersten schlüpft. Während schon wenige reibend-pressende Bewegungen des Kopfes genügen um die sehr dünne zweite Exuvie zu sprengen, reißt die dickere erste Exuvie frühestens nach 30 sec. intensivster Stoßbewegungen auf. Nach der zweiten Häutung lassen sich männliche und weibliche Tiere unterscheiden. So besitzen die Männchen gut sichtbare paarige Spiculae (Wachek, 1955). Die Darmzellen der Geschlechtstiere sind vakuolisiert, da die im Darm gespeicherten Nährstoffe teilweise zum Aufbau der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane benötigt wurden.

In den Laborzuchten konnte ich ein Geschlechtsverhältnis 2 : 1 zugunsten der Weibchen feststellen. Nach Eintritt der Geschlechtsreife kommt es bald zur Begattung. In den Laborzuchten ließen sich keine Kopulationen beobachten; aber die Tatsache, daß in den Zuchten zahlreiche Weibchen mit spermagefülltem Uterus auftraten, spricht eindeutig für eine in den Zuchtgefäßen stattgefundene Kopula. Die Begattung der *Sphaerularia*-Weibchen erfolgt bereits auf dem Stadium noch unterentwickelter Gonaden, d. h. Ovar, Uterus und Vagina bestehen noch aus relativ wenigen Zellen. Dieser Begattungsmodus, der als Koriogamie (Wülker 1923, Wachek 1955) bezeichnet wird, ist für viele Nematoden charakteristisch.

In den Laborzuchten kommt es, da sich die Sphaerularien meistens in feuchten verrotteten Pflanzenteilen versammeln, unter diesen Bedingungen offensichtlich leicht zu Begattungen, was die zahlreichen mit Sperma gefüllten Weibchen in den Zuchten recht eindrucksvoll dokumentieren. Im Freiland dagegen dürfte auf Grund der wesentlich geringeren Populationsdichte die Chance, daß sich die Geschlechter finden, geringer sein. Trotzdem scheint bereits eine mäßige Populationsdichte eine ausreichende Kopulationsrate zu gewährleisten, was aus folgendem Freilandversuch ersichtlich ist: Auf die 100 cm² große Oberfläche eines 10 cm mächtigen Erde-Sand-Torf-Gemisches wurden 200 *Sphaerularia*-Larven gleichmäßig verteilt; nach einer Woche wurden unter der Versuchsfläche Proben aus verschiedenen Erdtiefen entnommen. Unter 21 Stichproben, von denen je 7 aus 30 mm, 50 mm und 80 mm Tiefe stammen, fanden sich 4 Stichproben, in denen jeweils 3 (aus 30 mm Tiefe), 2 mal 4 (aus 50 mm Tiefe) und 7 (aus 50 mm Tiefe) Individuen eng in Körperberührung (!) vergesellschaftet waren. — Unter natürlichen Bedingungen wird eine Konzentration von Sphaerularien auf engem Raum offensichtlich dadurch gefördert, daß infizierte Hummelköniginnen „ihre" Sphaerularien auf einem engbegrenzten Areal verstreuen, wobei die Hummel stets ausgewählte Kleinstbiotope (Spalten, Mauselöcher etc.) anfliegen. — Ich konnte nicht klären, auf welche Art und Weise die Sphaerularien zueinander finden. In der Literatur wird bei der Erörterung dieses Problems bei anderen Nematoden häufig eine chemotaktische Anlockung postuliert; es konnte aber bisher hierzu keine experimentellen Beweise erbracht werden. Eine geruchliche Anlockung ist aber zweifelsohne nur über eine sehr kurze Distanz möglich.

In den Zuchten konnte außerdem hin und wieder eine forcierte Entwicklung der Larven zu geschlechtsreifen Würmern konstatiert werden; bereits 6—8 Wochen nach dem Schlüpfen der Larven aus dem Wirt ließen sich geschlechtsreife Würmer (Madel 1966) beobachten. In der Kultur, wahrscheinlich auch im Freiland, verringert sich nach erfolgter Begattung die

Anzahl der Männchen sehr schnell; sie sterben ab. Die Weibchen müssen dagegen die Hummel in ihren unterirdischen Winterquartieren aufsuchen. Bei *Sphaerularia bombi* ist also das Männchen kein Parasit, was übrigens für alle Tylenchiden bis auf eine Ausnahme charakteristisch ist. Diese Ausnahme ist die monotypische Gattung *Peraphelenchus* (Superfam. Aphelenchoidea), die in beiden Geschlechtern und in allen Entwicklungsstadien in Coleopteren parasitiert (Wachek 1955).

Bei den meisten entoparasitischen Tylenchiden ist die Zeit, während der sich bestimmte Parasitenstadien (Larven und Geschlechtstiere) im Freiland aufhalten, auf 1—3 Wochen beschränkt, die normalen abiotischen Faktoren können deshalb hier kaum entscheidenden Einfluß auf die Freilandlarven ausüben. Dagegen ist bei *Sphaerularia bombi* die Freilandphase mit 3—4 Monaten ungleich länger; mithin dürften die Auswirkungen von Feuchtigkeit, Trockenheit und Temperatur auf Larven und Geschlechtstiere von erheblicher Bedeutung sein.

So ist mäßig feuchte Erde, wie ich ermitteln konnte, für die Entwicklung der Larven zu Geschlechtstieren unerläßlich. Larven, die aber nur im Wasser gehalten wurden, gehen nach 1—3 Wochen zugrunde. Gegenüber osmotisch wirksamen Flüssigkeiten wie Aqua dest. und Aqua bidest. sind die *Sphaerularia*-Larven ziemlich widerstandsfähig; dies spricht für eine geringe Permeabilität der Larvenkutikula (vgl. a. S. 139). In diesen Medien konnten die Sphaerularialarven mehrere Tage leben! Die Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit ist dagegen nach weiteren Beobachtungen nur schwach entwickelt. So waren nach einer zweiwöchigen Trockenperiode die meisten *Sphaerularia*-Larven in den Kulturgefäßen abgestorben; nur wenige Larven zeigten nach Wiederbefeuchten noch deutliche Bewegungen. Diese Beobachtungen stehen allerdings im krassen Widerspruch zu den Befunden von Stein (1956 b). Nach diesem Autor hielten sich die *Sphaerularia*-Larven auf einem im Laufe der Zeit ausgetrockneten Agrarnährboden, der mit einer Erdabkochung zubereitet und teilweise mit Aktivkohle bestreut worden war, über 2 Jahre; danach konnten die Larven durch Befeuchten wieder zu lebhaften Bewegungen angeregt werden. Man kann sich diesen abweichenden Befund wohl nur so erklären, daß in dem Nährboden noch eine für die Erhaltung der Lebensfunktion der Larven ausreichende Feuchtigkeitsmenge vorhanden war, bzw. daß das Medium ausreichend hygroskopisch reagierte. — Über die Bedeutung der Feuchtigkeit für die Entwicklung vieler in Insekten parasitierenden Nematoden und deren mangelnde Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit berichtet Wülker (1923) näheres (danach werden *Allantonema*-Larven, Ord. Tylenchida, schon durch kurze Austrocknung getötet!).

Nach vollendeter Begattung dringen die weiblichen Sphaerularien in der Regel noch im Herbst in die in ihren Winterquartieren ruhenden Hummelköniginnen ein. Damit ist die Freilandphase der Sphaerularien beendet.

Wie an anderer Stelle noch ausführlicher berichtet wird, konnten an Hummeln auch Spätinfektionen mit Sphaerularien festgestellt werden, die durch das gelegentliche Auffinden von jungen Sphaerulariaschläuchen während der Monate Mai und Juni nachweisbar sind; zu dieser Zeit findet man sonst nur ausgewachsene Sphaerulariaschläuche, die ihre Eier bereits in die Hummelleibeshöhle abgegeben haben. Zu ähnlichen Befunden kam auch Hattingen (1956). Ihre Erklärung, daß es sich um eine späte Invasion der *Sphaerularia*-Weibchen handeln mußte, erschien plausibel, war aber zunächst nicht belegbar. Erst durch die erfolgreiche Zucht von geschlechtsreifen Würmern (Madel 1966) wurde es möglich, die Lebensdauer von Sphaerulariaweibchen zu untersuchen. Hierzu wurden unter Berücksichtigung der Tatsache, daß sich die *Sphaerularia*-Larven und die Geschlechtstiere mehrere Zentimeter tief in der Erde aufhalten, die Laborgefäße (die begattete Weibchen enthielten!) in größere, mit einem Sand-Erde-Torf-Gemisch gefüllte Schalen eingebettet und dann den winterlichen Freilandtemperaturen ausgesetzt. Im anschließenden Frühjahr wurden lebende Sphaerularien wiedergefunden, wodurch bewiesen war, daß *Sphaerularia*-Weibchen nach vollzogener Kopula längere Zeit bei niedrigeren Temperaturen im Freiland überleben können. Die Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe betrugen während dieser Versuche im Bonner Raum in den Wintermonaten November—Februar 1969/70 —1,5° C und 1970/71 —2° C. Ob diese so zwangsüberwinternden *Sphaerularia*-Weibchen noch Hummelköniginnen infizieren können. konnte nicht geprüft werden. Doch die Tatsache, daß diese Würmer noch über genügend Reservestoffe (Fette und Glykogen) verfügten, läßt vermuten, daß diese Nematoden noch infektionstüchtig waren (vgl. a. S. 139).

Die Einwanderungsphase der *Sphaerularia*-Imagines

Obwohl immer nur infizierte Hummelköniginnen gefunden wurden (vgl. Leuckart 1887, Schneider 1866, Hattingen 1956, Stein 1956 b und Madel 1966), war es lange unklar, ob die Sphaerularien direkt die Hummelköniginnen befallen oder ob sie nicht bereits in die Hummel-Larven eindringen, um dann über das Puppenstadium in das adulte Tier zu gelangen. Von den in Ipiden schmarotzenden Tylenchiden ist beispielsweise bekannt, daß diese bereits das Larven- bzw. Puppenstadium der Borkenkäfer befallen; erst nach der Metamorphose des Käfers zur Imago verläßt die Nematode ihren Wirt (Rühm 1956).

Erst nachdem es mir gelungen war, die erfolgreiche Aufzucht von geschlechtsreifen und begatteten *Sphaerularia*-Weibchen zu erreichen, konnte der Infektionsmodus eindeutig geklärt werden (vgl. Madel 1966).

Bezüglich des Befalls ergibt sich nun die Frage, ob spezifische Reize vom Wirt ausgehen und dadurch die Sphaerularien angelockt werden oder ob der Parasit durch zielloses Umherkriechen zufällig auf den Wirt trifft. In diesem Zusammenhang machte ich folgende Versuche:

1. Mehrere modernde Pflanzenteile, die (wie eine vorherige Prüfung ergab) zahlreiche Sphaerularien-Individuen enthielten, wurden auf ein ca +5° C temperiertes schwarzes und feuchtes Filterpapier gelegt. Nach einem Tage wurden die Proben kontrolliert. Ergebnis: Einige begattete und unbegattete Würmer hatten das Pflanzenteil verlassen und waren mehrere Zentimeter weit gewandert.
2. In einem Abstand von 3 cm wurden neben winterruhenden nichtparasitierten *B.-terrestris*-Weibchen begattete *Sphaerularia*-Weibchen deponiert (Hummeln und Sphaerularien befanden sich auf feuchtem schwarzen Filterpapier; die Umgebungstemperatur betrug +5° C). Die Temperatur von +5° C wurde gewählt, weil die Bodentemperatur in 10 cm Tiefe im Freiland in den Monaten September-Oktober, dem Zeitpunkt der Infektion der Hummeln, um diesen Wert schwankt. Ergebnis: Auch hier zeigten die Sphaerularien ein deutliches Wanderverhalten; eine bevorzugte Wanderung in Richtung Hummel ließ sich aber nicht feststellen.

Ungeachtet dieser negativen Befunde läßt sich aber die Auffassung vertreten, daß die Sphaerularien nach einer Periode des ziellosen Wanderns jedoch aus sehr kurzer Entfernung von der Hummel chemotaktisch angelockt werden. Der hohe Prozentsatz superparasitierter Hummeln ließe sich durch diese Art der Wirtsfindung am besten erklären. Der Nachweis einer chemotaktischen Anlockung ist bei in Insekten parasitierenden Nematoden allerdings bisher noch nicht erbracht worden. Für den Pflanzen-Parasiten *Heterodera* hingegen gelang dieser Nachweis. Lee (1965) beobachtete, daß *Heterodera*-Larven über eine Distanz von 2 cm von den Wurzeln der Wirtspflanze angelockt werden; da diese Attraktivität auch nach Entfernung der Wurzeln bestehenbleibt, war damit die chemische Natur dieser „Locksubstanz" bewiesen.

Leider kann ich gegenwärtig noch nicht sagen, auf welchen Wegen die Sphaerularien in die überwinternde Hummelkönigin gelangen. Auszuschließen ist wohl die zufällige passive Aufnahme der Parasiten per os durch die Hummel selbst, da sie während ihrer Winterstarre keine diesbezüglichen Aktivitäten zeigt. Der Parasit muß also aktiv in den Wirt eindringen, was grundsätzlich für Mund, After, Intersegmentalhäute und Stigmen möglich ist (vgl. Abb. 1, Fig. 5 a, S. 135).

Von den parasitischen Tylenchiden kennt man aber die Infektionspforten: Hier benutzen die begatteten Weibchen den Enddarm oder die Intersegmentalhäute (Wachek 1955, Rühm 1956). Aus der Superfamilie Aphelenchoidea (wozu auch *Sphaerularia bombi* gehört) ist nach Wachek nur bei *Entaphelenchus aliante* der Infektionsweg bekannt; die Weibchen dieser Art dringen über die Intersegmentalhäute in die Wirtspuppe ein. An mit *Sphaerularia bombi* infizierten Hummelköniginnen, die unmittelbar nach dem Verlassen ihrer Winterquartiere gefangen und präpariert wurden, konnte ich aber immerhin beobachten, daß in der vordersten Region des Mitteldarmes an dessen Außenseite zahlreiche *Sphaerularia*-Weibchen angeheftet waren, die kleine ausgestülpte

„Schläuche“ besaßen; in einer *B.-terrestris*-Königin wurden 25 solcher „Schläuche“ gezählt (ähnliches beobachtete auch Leuckart 1887). Um festzustellen, welcher Art die Bindungen zwischen Wirtsdarm und Parasit waren, wurden zusätzlich Querschnitte von dieser (sphaerulariabefallenen) Mitteldarmregion angefertigt. Auf der Abbildung 3 kann man deutlich erkennen, daß die weiblichen Würmer teilweise in den „Maschen“ der Darmmuskularis verankert liegen.

Insgesamt lassen sich aus diesen Befunden folgende Schlußfolgerungen ziehen:

1. Die *Sphaerularia*-Weibchen durchbohren wahrscheinlich kurz hinter dem Honigmagen das Mitteldarmepithel vom Darmlumen her und bleiben in der Muskularis des Darmes „hängen“; hier beginnen sie mit der Ausstülpung ihres Geschlechtsapparates. Wenn dieser Infektionsmodus zutrifft, muß die Infektion über den Darm als Oral- oder Analinfektion erfolgen. Die Konzentration der *Sphaerularia*-Weibchen im vordersten Mitteldarmabschnitt läßt überdies vermuten, daß dieser Darmteil aus noch unbekannten Gründen für die Sphaerularien besonders leicht zu durchbohren ist. Alle Sphaerularien, bei denen man anhand von Längsschnitten Körpervorder- und -hinterende unterscheiden konnte, waren übrigens stets mit ihrem Vorderende zur Leibeshöhle der Hummel orientiert. Das könnte gleichfalls auf einen Weg des Wurmes aus dem Darmlumen in die Leibeshöhle hindeuten.
2. Die auffällige Konzentrierung der Sphaerularien auf einem bestimmten Abschnitt des Mitteldarmes schließt aber einen anderen Infektionsweg (z. B. durch die Intersegmentalhäute) nicht aus. In diesem Falle wäre das Verhalten der Sphaerularien, sich an bestimmten Organteilen zu sammeln, eine echte „Organotropie“, die im Sinne der Definition von Taxis und Tropismus eigentlich richtiger als Organotaxis zu bezeichnen wäre. Vielleicht diffundieren im ersten Mitteldarmabschnitt besonders viele Nahrungsstoffe das Darmepithel, die dann direkt von den Sphaerulariaschläuchen abgefangen, also resorbiert werden. Für diese Annahme fehlen aber bislang jegliche experimentellen Beweise.
3. Die Perforation der Intersegmentalhaut oder/und des Darmes durch die weibliche *Sphaerularia* erfolgt offensichtlich mittels Sekreten der Oesophagusdrüse, die das betreffende Gewebe histolysieren. Als ein Bestandteil des Sekretes konnten vom Verfasser unspezifische Esterasen nachgewiesen werden. Poinar & Doncaster (1965) beschrieben für *Tripius sciare* (Sphaerulariidae) eine mechanische (mit Hilfe des Bohrstachels erfolgende) oder chemische (durch Enzyme stattfindende) Durchbohrung der Kutika der Wirtslarven bzw. -puppen. Interessant ist die Beobachtung dieser Autoren, daß sich die *Tripius*-Larve während des Eindringens in die Leibeshöhle häutet und die „zurückbleibende“ Exuvie die Kutikula-Wunde verschließt.

Zusammenfassung

Der in der Leibeshöhle verschiedener Hummelköniginnen-Arten parasitierende weibliche Nematode *Sphaerularia bombi* produziert im Frühjahr Tausende von Eiern. Nach 4 bis 7 Tagen schlüpfen die Larven, die während weniger Tage Nährstoffe aus der Wirtshaemolymphe osmotisch über die Körperoberfläche aufnehmen und in ihren Mitteldarmzellen in Form von Fett und Glycogen speichern. Die so mit Nährstoffen beladenen Larven durchbohren mechanisch interzellulär das Mitteldarmepithel und gelangen aktiv oder passiv durch den extraperitrophischen Raum des Mitteldarmes via Anus nach außen.

Im Freiland zeigen die meisten Larven für 1 bis 2 Tage ein Wander- und Winkverhalten. Nach dieser Zeit kriechen sie ca. 10 cm tief in die Erde und entwickeln sich dort bis zum September-Oktober zu geschlechtsreifen Würmern. Während dieser Entwicklungszeit brauchen die Würmer ein mäßig feuchtes Substrat. Nach der Begattung sterben die Männchen, während die Weibchen auf noch unbekanntem Wege die winterruhende Hummelkönigin infizieren.

Die Häufung von vielen Sphaerularien in der Darmmuskularis des vordersten Mitteldarmabschnittes sprechen für eine Oralinfektion. Die häufig zu beobachtenden Spätinfektionen von Hummelköniginnen (im Mai und Juni werden Hummeln mit sehr kleinen Sphaerulariaschläuchen gefunden) ist höchstwahrscheinlich auf die Fähigkeit der *Sphaerularia*-Weibchen zurückzuführen, den winterlichen Freilandtemperaturen außerhalb der Wirte zu widerstehen, um erst im nächsten Frühjahr Hummeln zu infizieren.

Summar~~a~~y

The female nematode *Sphaerularia bombi* which lives in the body cavity of different species of bumble-bee-queens, evaginates its whole reproduction tract through the vulva. This external reproduction-organ (= Sphaerulariaschlauch) produces thousands of eggs in spring time. After 4 to 7 days the larvae hatch and absorb their nourishment out of the host-haemolymph for a few days through the whole body surface and store up this nourishment in the intestine-cells as glycogen and fat. These larvae, replete with food, mechanically penetrate intercellular the cells of the bumble-bee's intestine and get outside, actively or passively through the extraperitrophic cavity of the intestine via anus. Outside any host the activity of the majority of larvae is characterized by migrating and "waving" for one or two days. After this time they move into the ground ca. 10 cm deep, and develop there until September-October into worms, which have reached the stage of fertility. During this time of development the larvae are influenced by abiotic factors. The worms are particularly susceptible to aridity. Precondition for their development is a moderately humid substrate. After mating the males die, while the females in a hitherto unknown manner infect the hibernating bumble-bee-queen. The accumulation of many *Sphaerularia* in the muscularis of the anterior part of the mid-intestine suggest an oral-infection.

Often the bumble-beequeens are infected by *Sphaerularia* females not in autumn but in the following spring. This fact can be explained by the ability of the *Sphaerularia* females to resist the low temperatures in winter outside the host.

Literatur

Brandenburg, J. (1953): Der Parasitismus der Gattung Stylops an der Sandbiene Andrena vaga PZ. Z. Parasitenkunde 15, 457—475.

Croll, N. A. (1970): The behaviour of Nematodes. Edward Arnold (Publishers) London, 1—118.

Crofton, H. D. (1954): The vertical migration of infective larvae of Strongyloid nematodes. J. Helmint. 28, 35—52.

Engels, W., und K. Bier (1967): Zur Glykogenspeicherung während der Oogenese und ihrer vorzeitigen Auflösung durch Blockierung der RNS-Versorgung (Untersuchungen an *Musca domestica* L.). Roux' Arch. Entwicklungsmechanik 158, 64—88.

Engels, W. (1965): Der zeitliche Ablauf von Protein- und Kohlenhydratsynthesen in der Oogenese bei *Apis mellifica* L. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 243—251.

Hattingen, R. (1956): Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Leon Dufour, 1837. Zentralbl. Bakteriol., Parasitkde, Inf. Hyg. (II. Abt.) 109, 236—242.

Lee, D. L. (1965): The Physiology of Nematodes. Oliver and Boyd London.

Leuckart, R. (1887): Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. Abh. kgl.-sächs. Ges. Wiss. 22, 567—704.

Madel, G. (1966): Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Leon Dufour 1837. I. Mitteilung. Z. Parasitkde. 28, 99—107.

Osche, G. (1952): Die Bedeutung der Osmoregulation und des Winkverhaltens für freilebende Nematoden. Z. Morph. Ök. Tiere 41, 54—77.

Palm, N. B. (1948): Normal and pathological histology of the ovaries in Bombus Latr. Opuscula Entomol. 7.

Poinar, G. O. jr. and C. Donacaster (1965): The penetration of *Tripius sciarae* (Bovien) (Sphaerulariidae, Aphelenchoidea) into its insect host, *Bradysia paupera* Tuom (Mycetophilidae, Diptera). Nematologiaca (Leiden) 2, 73—78.

Rühm, W. (1956): Die Nematoden der Ipiden. Parasitol. Schriftr. 6, 1—437.

Schneider, A. (1866): Monographie der Nematoden. Berlin.

Stein, G. (1956 a): Beiträge zur Biologie der Hummel (*B. terrestris* u. a.). Zool. Jb., Abt. Morph. Ökol., 439—462.
— (1956 b): Weitere Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Leon Dufour 1837. Z. Parasitenkde 17, 383—393.

Wachek, F. (1955): Die entoparasitischen Tylenchiden. Parasitol. Schriftr. 3, 1—119.

Wallace, H. R. (1958): Movement of eelworms. I. The influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of larvae of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. Ann. appl. Biol. 46, 74—85.

Wülker, G. (1923): Über Fortpflanzung und Entwicklung von *Allantonema* und verwandten Nematoden. Ergebn. Fortschr. Zool. 5, 389—507.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Madel, University of Nairobi, Department of Entomology, Nairobi, Kenya, P. O. B. 30197

Buchbesprechungen

van den Brink, F. H. (1972): Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. Übersetzt von Th. Haltenorth. Mit 217 S. und 470 Abb., davon 163 farbig. 2., neubearbeitete Auflage. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Die erste deutsche, 1957 erschienene und hier 1958, Heft 1, besprochene Auflage dieses Buches war seit langem vergriffen. Die Neuauflage wird deshalb sicherlich begrüßt werden. Die in die Neubearbeitung gesetzte Erwartung, die durch zahlreiche Publikationen der vergangenen 15 Jahre genährt wird, dämpft allerdings der Übersetzer mit der Bemerkung, daß „auf ausdrücklichen Wunsch des Autors . . . die zweite deutsche Auflage dieses Werkes als wortgetreue Übersetzung der 1967 erstmalig herausgekommenen . . . französischen Auflage verfertigt“ wurde.

Neu aufgenommen wurden die Arten *Sorex minutissimus, Selysius ikonnikovi, Plecotus austriacus* und *Myomimus personatus*. Demgegenüber sind Maus- und Zwergwiesel, *Capra hircus, C. ibex* und *C. pyrenaica* sowie *Lepus europaeus* und *L. capensis* zu jeweils einer Art zusammengezogen worden. Zahlreiche Verbreitungskarten wurden umgezeichnet, die Trivialnamen in verschiedenen europäischen Sprachen vermehrt, auf das Vorkommen in deutschsprachigen Ländern differenzierter hingewiesen und der Text verbessert. Trotzdem ist man enttäuscht, daß die Entwicklung der vergangenen fünf Jahre überhaupt nicht, die der Zeit vorher nur zum Teil ihren angemessenen Niederschlag gefunden hat und die vom Rezensenten 1957 kritisierten Mängel in fast keinem Fall behoben wurden. Die vom Übersetzer der ersten Auflage hinzugefügte Lebensdatentabelle ist wieder entfallen, womit eine Menge wichtiger Informationen verlorenging. Wenn man bisweilen über den Artstatus auch verschiedener Meinung sein kann, ist er in den folgenden Fällen durch neuere Arbeiten doch gut begründet: *Mustela eversmanni* (Rempe), *Sorex gemellus* (Meylan, Ott), *Myotis brandti* (Gauckler und Kraus), *Apodemus microps* (Kratochvil, Steiner), *Pitymys tatricus* (Kratochvil, Matthey), *Pitymys mariae* (Heim de Balsac und de Beaufort, Niethammer, Niethammer und Winking), *Microtus cabrerae* (G. und J. Niethammer, Abs). Die Zugehörigkeit britischer Schermäuse zu *Arvicola terrestris* hat Reichstein durch allometrische Befunde gestützt. Keine dieser Änderungen ist in der vorliegenden Auflage berücksichtigt. Dafür wird die gut fundierte und durchdachte Arbeit Zimmermanns über die Unterartgliederung der Gattung *Apodemus* ohne weitere Begründung als fehlerhaft und nicht vertrauenswürdig hingestellt, ein überflüssiges, ungerechtes und unwissenschaftliches Urteil.

Die Verbreitungskarten sind kleiner reproduziert und damit schwerer lesbar als in der Erstauflage, und vielfach ergibt erst ein mühseliger Vergleich, ob ein Fleck ein Vorkommen oder einen Teil der Grundlagenkarte darstellt. Im übrigen sind sie weiterhin korrekturbedürftig. So kommt *Sorex araneus* auch in Portugal vor, *S. caecutiens* nicht in Südosteuropa, *Suncus etruscus* auch auf Kreta, *Crocidura leucodon* in Süditalien und auf der Peloponnes. *C. russula* fehlt in allen osteuropäischen Ländern, *Talpa caeca* ist auf der südlichen Balkanhalbinsel und in Frankreich (Ausnahme vielleicht Seealpen) nicht einwandfrei nachgewiesen, die Areale von *Plecotus auritus* und *P. austriacus* sollten getrennt dargestellt werden, *Clethrionomys* ist in Italien weiter verbreitet (Monte Gargano, Apennin), die Bisamratte hat inzwischen das Rheinland besiedelt, die Brandmaus wurde durch Dulic und Kahmann für Istrien publiziert und von mir dort ebenfalls gesammelt. Die Gelbhalsmaus kommt auch in Süditalien vor, *Spalax microphthalmus* fehlt nach Ondrias in Griechenland, *Sicista subtilis* wurde von Schaefer für die Tschechoslowakei gemeldet, der Steinbock ist aus den Pyrenäen verschwunden, *Hystrix cristata* gibt es auf der Balkanhalbinsel nicht.

Die Textänderungen sind bisweilen Allgemeinplätze wie „Bewegt sich mehr oder minder schnell . . . klettert ziemlich gut“ (Igel), „selten im Wald selbst. Winters in Gebäuden“ (Zwergspitzmaus). Ein Versehen wohl „Körper dick und plump, Kopf wenig vom Rumpf abgesetzt, Schnauze dick“ als Kennzeichen des

Wanderigels. Die Zahnbilder für Wald- und Alpenspitzmaus sind offenbar vertauscht. In der Zahnformeltabelle werden die Eckzähne anscheinend nicht nach ihrer Stellung an der Grenze Praemaxillare — Maxillare definiert, denn sonst könnten bei den Spitzmäusen hier nicht alle einspitzigen Zähne zusammengefaßt werden. Im Abschnitt über die Lebensweise vermißt man Daten zur Brunft- und Tragzeit, Jungenzahl, jährlichen Wurfzahl, Aktionsraum, Lebenserwartung, Ernährung, Jugendentwicklung und zu speziellen Verhaltensweisen wie der Karawane der Crocidurinen. Der Abschnitt über ähnliche Arten ist oft inkonsequent. So wird zwar der Iltis gegenüber Steinmarder und Nerz abgegrenzt, nicht aber *Myotis mystacinus* gegen verwandte Arten. Der Abschnitt wäre besser in eine ausführlichere Beschreibung einbezogen worden. Raum hierzu könnte auch aus den vielfach überflüssigen Kartenunterschriften gewonnen werden, die oft nur in Worte fassen, was die Karte ohnehin deutlich zeigt, wie „fehlt in Irland" (Waldspitzmaus), „zweifellos ein Relikt" *(Sorex caecutiens)*, „fehlt auf allen Inseln außer Großbritannien" *(Neomys fodiens)*, „in Europa nur im Mittelmeergebiet" *(Suncus etruscus)*.

Sicherlich hätte die Auflage sehr gewonnen, hätte der Übersetzer die Möglichkeit zur Überarbeitung gehabt, wie es bei dem „Schwesterführer" über die Vögel Europas von Peterson, Mountfort und Hollom stets selbstverständlich gewesen ist. Dort sind fast alle Auflagen, in welcher Sprache sie auch immer erschienen, von den Übersetzern zugleich auch bearbeitet und auf den neuesten Stand gebracht worden, wobei die Verhältnisse des betreffenden Landes besonders kritisch überprüft wurden. An einem derartigen, organischen Vervollkommungsprozeß mangelt es dem „van den Brink", was um so mehr zu bedauern ist, als er im Gegensatz zu dem Vogelführer bis heute eine Monopolstellung innehat und deshalb die Benutzer noch stärker prägen wird.

J. Niethammer

Buechner, H. K. und J. H. (1970): The Avifauna of Northern Latin America: A Symposium Held at the Smithsonian Institution 13-15 April 1966. Smithsonian Contributions to Zoology Nr. 26. Mit 119 S. Smithsonian Institution Press. City of Washington.

Dieses Buch ist das Ergebnis einer durch Smithsonian Office of Ecology 1966 einberufenen Konferenz, auf der die Frage im Mittelpunkt der Diskussion stand, welche Auswirkungen die im Laufe der neuen zivilisatorischen und wirtschaftlichen Entwicklung in Südamerika sich anbahnenden Veränderungen der Landschaft auf die Vogelwelt dieser Länder bisher gehabt haben. Fachkenner auf dem Gebiete der Ornithologie aus Mexiko, Honduras, Guatemala, Nicaragua, Panama, Venezuela und Columbien nahmen hierzu Stellung. Es ergab sich übereinstimmend für alle Länder, daß in den letzten 10 bis 20 Jahren durch Technisierung und sinnlose Verwüstung der Landschaft, hauptsächlich Entwaldung, sehr vielen Vogelarten die Lebensbedingungen entzogen wurden, so daß in weiten Arealen eine deutlich sichtbare Verarmung der Vogelwelt stattgefunden hat. Darüber hinaus sind gebietsweise viele einst häufige Vogelarten extrem selten geworden oder gar schon ausgestorben. In diesen noch vor etwa 2 Jahrzehnten fast ungestörten Biotopen der Neuen Welt ist also eine höchst dramatische Entwicklung im Gange, die wohl leider trotz aller Warnungen und guten Vorschläge von seiten dieser Konferenz kaum gestoppt werden kann.

G. N.

Fisher, J. und R. T. Peterson (1972): Das bunte Buch der Vögel. Einführung in die Vogelkunde. Übersetzt und bearbeitet von W. Meise. Mit 191 S., 211 farb. Bildtaf., 30 Zeichnungen und Fotos, 211 Flugbilder und Gesamtumrisse. BLV Verlagsgesellschaft, München und Verlag „Das Bergland-Buch", Salzburg.

Im Jahre 1964 veröffentlichten die beiden Autoren unter dem Titel „The World of Birds" eine umfassende Einführung in die allgemeine Ornithologie, der sie in einem speziellen Teil eine Aufstellung aller Vogelfamilien mit Verbreitungskarten und ihren Artenzahlen anschlossen. Das von Peterson hervorragend illustrierte

Werk vermittelt einen großartigen Überblick über die Vögel der Welt. Der Erfolg des Buches ermutigte beide Autoren nun, eine kürzere und auf den neuesten Stand gebrachte Ausgabe, die sich an einen weiten Kreis der Vogelfreunde wenden sollte, herauszubringen. Dieses Buch, dessen Erscheinen James Fisher nicht mehr erlebte, kam 1971 unter dem englischen Titel „Birds" heraus und wurde nunmehr durch Wilhelm Meise sachkundig übersetzt und bearbeitet. Die deutsche Ausgabe dieses Buches ist sehr zu begrüßen, fehlt es doch bei uns vollständig an einer ähnlich schön illustrierten Einführung in die allgemeine Ornithologie. Besonders erfreulich ist, daß sie Wilhelm Meise besorgt hat, der wie kaum ein anderer die fachlichen Voraussetzungen dafür hat und zugleich für eine kritische Übertragung des Textes ins Deutsche garantiert. So hat er z. B. Fehler, die in einer ausführlichen Besprechung des ursprünglichen größeren Werkes „World of Birds" im „Journal für Ornithologie" 1965, S. 364—366, aufgezählt worden sind und die in dem neuen Buch von Fisher und Peterson keineswegs berücksichtigt worden waren, in der deutschen Ausgabe ausgemerzt. Freilich konnte er an den Abbildungen, die aus der früheren großen Ausgabe übernommen wurden, nichts verbessern. Es ist bedauerlich, daß Peterson selbst die Gelegenheit nicht wahrgenommen hat, einige Bilder neu zu entwerfen, obwohl es sich nicht um schwerwiegende Fehler handelt. Immerhin ist es befremdlich, wenn man z. B. auf S. 62 junge Kohlmeisen dargestellt findet, aber nicht in ihrem Jugend-, sondern im Alterskleid dieser Vögel. Solcherlei Beanstandungen können aber, und das sei hier ausdrücklich bemerkt, angesichts der großen Auswahl trefflicher Bilder, die den Vogelfreund ebenso erfreuen wie anregen, den Gesamteindruck dieses Buches in keiner Weise schmälern. Der wesentliche Unterschied zu dem eingangs erwähnten vorausgegangenen großen Werk liegt im Wegfall der etwa 200 Verbreitungskarten für alle Vogelfamilien der Erde. Dieses der Kürzung zum Opfer gefallene umfangreiche Kapitel ist jetzt durch eine sehr nützliche systematische Aufstellung der Vögel ersetzt worden. Den Studenten der Biologie, aber auch allen Naturfreunden, ist diese Einführung in die Vogelkunde wärmstens zu empfehlen. G. N.

Franz, J. M. und A. Krieg (1972): Biologische Schädlingsbekämpfung. Mit 208 S., 27 Abb. und 7 Tab. Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Biologische Schädlingsbekämpfung ist ein faszinierendes Thema, nicht nur für Biologen und Ökologen, sondern auch für den Genetiker (rasche Wirkung der Selektion) und Tiergeographen (Arealveränderungen durch Verschleppung und Einbürgerung). Sie ist darüber hinaus von praktischer Bedeutung für die Wirtschaft und dient, indem sie chemische Bekämpfungsmittel für Schadinsekten ersetzt, in immer steigendem Maße dem Umweltschutz. Daß die biologische Schädlingsbekämpfung in vielen Kreisen nur mitleidiges Achselzucken hervorgerufen hat, ja sogar in Verruf gekommen war, liegt mit an den oft dilettantischen und emotionell gespeisten Vorstellungen ihrer Verfechter. Dazu gehörten z. B. die extremen Schützer „nützlicher Vögel", die mit ihren simplen Argumenten jede Berücksichtigung der komplexen synökologischen Beziehungen innerhalb der Biozönosen vermissen ließen. Welche Fortschritte aber auf diesem Forschungsgebiet und welche Erfolge in wirtschaftlicher Hinsicht bisher tatsächlich erzielt werden konnten, das zeigt dieses Buch, das uns zum ersten Mal einen Einblick in die Probleme und Methoden und einen vorzüglichen Überblick über die bisherigen Ergebnisse vermittelt. Der Schwerpunkt liegt auf Mitteleuropa und in der Bekämpfung von Schadinsekten durch andere räuberische und parasitäre Insekten. Ein durchschlagender Erfolg läßt sich in vielen Fällen mit eindrucksvollen Beispielen aus aller Welt belegen. In weiteren Kapiteln werden die mikrobiologische Schädlingsbekämpfung (durch Pilze, Protozoen, Bakterien, Viren usw.), das Selbstvernichtungsverfahren (durch Sterilisierung: Sterile-male-Technik) und bio-technische Verfahren (physikalische und chemische Reize: Repellents, Pheromone und Hormone) behandelt. Die Autoren befleißigen sich wohltuender Sachlichkeit und demonstrieren damit um so überzeugender, welche bedeutenden Fortschritte und Erfolge die biologische Schädlingsbekämpfung bisher schon erzielt hat, vor allem, wenn man bedenkt, über wie wenig Mittel im Verhältnis zur chemischen Industrie die biologische Schädlingsforschung bisher verfügt: Während alljährlich in der ganzen Welt für die Bearbeitung biologischer Methoden über 20 Millionen DM eingesetzt werden, sind es bei der chemischen Industrie 350 Millionen, die sich durch den Verkauf in Höhe von etwa 6 Milliarden verzinsen. Mit Recht wird dies ein beschämendes Mißverhältnis genannt, und ebenso beschämend ist es gewiß, daß wir trotz aller neuen Erkenntnisse auf dem vernachlässigten Gebiet der biologischen Schädlingsbekämpfung und des Umweltschutzes mit einer weiteren Steigerung der Produktion und Anwendung von Pestiziden rechnen müssen. Man wird den Verfassern beipflichten, wenn sie am Schluß sagen, daß allein konstruktive Beiträge wie die Entwicklung pestizidfreier Schädlingsbekämpfung eine Besserung von Grund auf versprächen. Bedenklich an der heutigen Entwicklung seien nicht die chemischen Verfahren an sich, sondern ihre einseitige Bevorzugung in Forschung und Anwendung. G. N.

Fuortes, M. G. F., Herausgeber, (1972): Physiology of Photoreceptor Organs. X + 765 S., 342 Abb.; Handbook of Sensory Physiology. Band 7, Teil 2. Herausgeberkollegium: Autrum, H., Jung, R., Loewenstein, W. R., MacKay, D. M., und H. L. Teuber. Springer-Verlag, Berlin. Leinen: DM 244,— (Subskription DM 195,20).

Die Physiologie der Photorezeptoren im Handbuch der Sinnesphysiologie basiert auf 18 Sammelreferaten von 19 Wissenschaftlern (USA 12, Deutschland 2, Schweden 2, Australien 1, Japan 1, Uruguay 1), die gemäß ihrer Arbeitsgebiete (Morphologie, Physiologie, Biochemie) den Stand der Kenntnis aus der Geschichte zu den jüngsten Fortschritten dokumentieren. Ob der Fülle des Inhalts wird hier nur auf die Thematik hingewiesen, die sich folgendermaßen umreißen läßt:

1. Struktur der Sehzellen von Invertebraten und Vertebraten und die Cytoarchitektur der Retina. Neben lichtmikroskopischen Befunden werden besonders die Ultrastrukturen und ihre Organisation beschrieben. Unterschiede im optischen System der Ommatidien, in den Elementen und Leistungen der Sehorgane, sowie in der Nervenstruktur sind für einige Taxa hervorgehoben. „Stäbchen" und „Zapfen" werden als morphologische Begriffe beibehalten. Letztere schließen alle Sehzellen mit einer konischen Form der inneren und äußeren Segmente ein und sind bei verschiedenen Arten keineswegs völlig identisch: physiologische Divergenz und stammesgeschichtliche Korrelation. Die Duplizitätstheorie der retinalen Funktion wird anhand der Sehzellen, Sehpigmente, elektrischen Vorgänge, Ultrastrukturen, Biochemie und Organisation der Synapsen erhärtet. Bemerkenswerte Fortschritte sind bei den Untersuchungen der Interkonnektionen der Retinazellen zu verzeichnen; gleichzeitig treten damit neue Fragen über die Korrelation von Struktur und Funktion auf.

2. Biochemie des Sehens. Während bereits in den morphologisch orientierten Beiträgen photochemische und physiologische Mechanismen erörtert werden, stellen die speziellen Abhandlungen zu diesem Thema eine gründliche Einführung in die biologische Photochemie dar. Diskutiert werden die Grundlagen der Molekularenergie, die Photoabsorption und die drei wichtigen photochemischen Prozesse der Redoxreaktion, Isomerisation und der chemischen Bindungen. In den Kapiteln über die Struktur und Reaktion der Sehpigmente werden die Funktionen der Rhodopsinverbindungen und von Vitamin A im Sehvorgang ausführlich erörtert.

3. Augen der Invertebraten. Im wesentlichen handelt es sich um Beschreibungen und Deutungen von Elektropotentialen nach Lichtreizungen, die Reaktion auf einzelne Photonreize und um eine sehr detaillierte Abhandlung über die Struktur und Funktion des Auges von *Limulus*.

4. Augen der Vertebraten und die retinale Biochemie. Im Brennpunkt dieser Bearbeitungen stehen die optischen Eigenschaften der Sehorgane, die Elektropotentiale und die Funktion der retinalen Ganglien. Auf eine umfangreiche Diskussion über den retinalen Mechanismus des Farbensehens (Zwei-Kanal-Hypothese) sei besonders hingewiesen. In den letzten Beiträgen kommen die Adap-

tationen der Stäbchen und Zapfen, die metabolischen Prozesse der Retina bei Licht und Dunkelheit, sowie Befunde und Deutungen des Elektroretinogrammes zur Sprache.

Insgesamt bietet das Handbuch eine ausgezeichnete Übersicht des Wissensstandes über die Transduktion von Lichtsignalen in den Photorezeptoren und die Weiterverarbeitung der optischen Information in der Retina. Jeder Beitrag ist durch ein ausführliches Literaturverzeichnis ergänzt. Der besondere Vorzug dieses Handbuches liegt aber auch darin, daß die Referenten ihre persönlichen Neigungen in der Darstellung ihrer Forschungsbereiche wahren konnten. Dafür nimmt man gerne die etwas verwischte Themenfolge und die kleinen Überschneidungen in Kauf. Die Individualität der einzelnen Bearbeitungen hat das Werk vor der Erstarrung in ein Schema bewahrt. Demzufolge bietet es neben Geschichte und modernen Befunden eine Forschungsproblematik, die ihm den Wert eines Werkzeuges zur Formulierung neuer Forschungsziele gibt. E. G. Franz Sauer

Harengerd, M., F. Pölking, W. Prünte und M. Speckmann (1972): Die Tundra ist mitten in Deutschland. Mit 96 S. und zahlreichen Abb. Kilda-Verlag, Greven.

Die „Tundra", das sind die Rieselfelder von Münster, also kein natürlicher, sondern ein vom Menschen geschaffener Biotop, der aber, vom Tourismus verschont, durch seinen Nährstoffreichtum das riesige Heer durchziehender Limicolen und anderer Wasservögel anzieht und deshalb zu einer für das mitteleuropäische Binnenland geradezu einmaligen Raststätte für diese Durchzügler und Gäste aus dem Norden geworden ist. Die Rieselfelder Münster sind nächst den Ismaninger Kläranlagen bei München ein weiteres eindrucksvolles Beispiel dafür, daß geeignete künstliche Biotope von den „zuständigen" Vogelarten rasch entdeckt und besiedelt werden und daß uns damit eine relativ einfache Möglichkeit geboten wird, „Paradiese aus zweiter Hand" für unsere Vogelwelt zu schaffen. Während aber Ismaning seit über 30 Jahren unter ornithologischer Kontrolle steht und damit allen Vogelkundigen zu einem Begriff geworden ist, sind die Rieselfelder der Stadt Münster in ihrer Bedeutung für die Vogelwelt erst durch die Autoren dieses Buches seit einigen Jahren bekannt geworden. Es wäre zu wünschen, daß dieses Gebiet, in dem heute durch Beringung und Freilandbeobachtung vielversprechende Forschungen in Gang gesetzt wurden, erhalten bliebe und nicht durch den geplanten Bau einer Kläranlage bedroht wird. Dies zu verhindern ist der Zweck des höchst erfreulichen Buches, das sich in bester Ausstattung und geschickter Darstellung an die breite Öffentlichkeit wendet und dennoch schon viele und wertvolle Informationen für den Biologen enthält. Auf die wissenschaftliche Auswertung des bisher gesammelten umfangreichen Datenmaterials (z. B. über den Gefiederwechsel von Limicolen und Schwimmenten) darf man gespannt sein.

Die Autoren sind zu ihrer Initiative um Erforschung und Erhaltung des größten Rast- und Mauserplatzes der Watvögel zu beglückwünschen und zur konsequenten Fortsetzung ihrer Studien zu ermutigen. G. N.

Klös, Ursula und Heinz-Georg (1971): Paradies für wilde Tiere. Mit 280 S. und vielen Fotos. Safari-Verlag, Berlin.

„Die moderne Tiergärtnerei ist bestrebt, allen, vom Korallenfisch aus dem Roten Meer bis zum Okapi aus dem Urwald Zentralafrikas, angemessene Lebensbedingungen zu schaffen", für die die genaue Kenntnis der Tiere in ihrer heimischen Umwelt eine wichtige Voraussetzung ist. Verf. weiß von seinen zahlreichen Reisen, die ihn u. a. nach Afrika ins Umfolosi-Reservat, wo die letzten Breitmaulnashörner überleben, nach Indien zu den Panzernashörnern, nach Burma, Ceylon und Thailand zu Hirschen, Elefanten und Wildrindern führte, höchst anschaulich und lebendig zu berichten; er vermittelt eine Fülle von Wissenswertem nicht nur für die Zoofreunde Berlins, sondern für alle interessierten Tierfreunde. U. Roeder

Luther, D. (1970): Die ausgestorbenen Vögel der Welt. Mit 208 S. und 42 Abb. Neue Brehm-Bücherei, Nr. 424, Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Die Gefährdung unserer Vogelwelt läuft ungefähr parallel zum Wachstum der Weltwirtschaft. Eines der aktuellsten Themen sind daher die „aussterbenden Vögel". Man kann sich über sie im ‚Red Data Book' informieren. Im Zusammenhang damit sind aber „die ausgestorbenen Vögel der Welt" und die damit verknüpften Probleme von nicht minder großem Interesse. Da nicht jedem Greenways „Extinct and Vanishing Birds of the World" zugänglich sein wird, ist es sehr zu begrüßen, daß der Autor uns diesen schönen Überblick in deutscher Sprache als einen recht umfangreichen Brehm-Band beschert hat. Es ist eine sehr fleißige und gewissenhafte Zusammenstellung, die den Greenway kräftig ergänzt, ganz besonders in bezug auf Mitteleuropa. Verf. hat sich sehr gut in allen deutschen Museen informiert und bringt weit mehr Nachweise ausgestorbener Vögel in deutschen Sammlungen, als sie im Greenway verzeichnet sind. Das Buch bietet eine ausgezeichnete Information über die seit dem Jahre 1600 ausgestorbenen etwa 120 Vogelformen; es ist eine unentbehrliche Quelle. G. N.

MacArthur, R., und J. H. Connell (1970): Biologie der Populationen. Deutsche Übersetzung U. Jacobs. Mit 200 S. und 80 Abb. Serie Moderne Biologie. BLV München Basel Wien.

Eine etwas heterogene Sammlung moderner ökologischer Fragestellungen, bei denen Populationen im Vordergrund stehen. Ungefähr ein Drittel erklärt die Entstehung der Klima- und Vegetationszonen auf der Erde und Individuen-Verteilungen, 40 S. befassen sich mit Populationsgenetik, der Rest behandelt Populationsdynamik, Konkurrenz- und Feindbeziehungen sowie Lebensgemeinschaften. Der Anhang bringt einige Modellversuche, die sich für einen entsprechenden Kurs eignen. Der Text ist einfach, flüssig und gut verständlich, auch wenn die mathematischen Ableitungen einige Konzentration erfordern. Obwohl nicht aus einem Guß, ist die Darbietung und die Stoffauswahl recht anregend. Es wäre aber nicht nötig gewesen, Abbildungen aus der in der gleichen Reihe erschienenen Ökologie von Odum zu verwenden (Abb. 13, 26 und 28 aus Odum 1967 entsprechen den vorliegenden Abb. 77, 76 und 23). Auch stört manches schon allzu oft an anderer Stelle reproduzierte Beispiel, zumal wenn es keinen engen Zusammenhang zum vorliegenden Thema hat: Pferdestammbaum nach Simpson, Felsenkleiber-Arten als Beispiel für Merkmalskontrast nach Vaurie, der Schwertwal, in dessen Magen 13 Seehunde und 14 Delphine gefunden worden waren. J. Niethammer

Sedlag, U. (1972): Die Tierwelt der Erde. Mit 200 S., 400 Zeichnungen, 70 Fotos und 60 Karten. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.

Ein sehr ansprechendes Buch im Großformat mit üppiger Ausstattung farbiger Bilder und einem fesselnd geschriebenen Text. Über die Hälfte des Buches ist den tiergeographischen Regionen gewidmet, ein viel kürzeres Kapitel der Tierwelt der Meeres. Naturgemäß liegt der Schwerpunkt auf den Wirbeltieren, die auch in den Abbildungen weit dominieren. Auf den ersten 90 Seiten werden tiergeographische Probleme und Forschungsergebnisse übersichtlich dargestellt, wobei aktive und passive Ausbreitung, Ausbreitungsschranken, Tierwanderungen, Aussterben, Ausrottung und Einbürgerung viel eingehender abgehandelt werden als üblich. Für den Zoologen, der sich nicht besonders mit der Tiergeographie befaßt, ist dieses Buch eine vorzügliche Einführung in dieses Gebiet, mit vielen Informationen und Beispielen auch aus neuester Zeit. Die Darstellung befleißigt sich eines eigenen, sachlichen und abgewogenen Urteils. Sehr anschaulich wird dieses Buch durch eine vorzügliche Illustrierung mit farbigen Tierbildern, Verbreitungskarten und Fotos, die allesamt den heutigen technischen Ansprüchen entsprechen. Freilich sind die von Rainer Zieger gemalten Tierbilder in der Farbe nicht immer gelungen, sie wirken oft verblaßt. Es sei hier angemerkt, daß die linke Abb. auf

S. 157 auf dem Kopf steht, so daß sie ganz unverständlich ist. Sonst ist aber auch die redaktionelle Bearbeitung durchaus frei von Beanstandungen. Diesem so anregend geschriebenen und wohl illustrierten Buch ist eine weite Verbreitung zu wünschen, vermag es doch sicherlich das Interesse junger und angehender Zoologen für eine Disziplin zu wecken, der man sonst im Rahmen der Biologie heute wenig Beachtung schenkt.
G. N.

Wetzel, R., und W. Rieck (1972): Krankheiten des Wildes. 2. Auflage. Mit 256 S. und 102 Abb., Paul Parey, Hamburg und Berlin.

In der Rezension zur 1. Auflage dieses wichtigen Buches (Bonn. zool. Beitr. 1962, p. 240) wurden die sachkundige Darstellung und gediegene Ausstattung gewürdigt. Dies gilt auch für die neue, zeitgemäß ergänzte Auflage, die zugleich den Wert und Nutzen dieser zusammenfassenden Darstellung über die Krankheiten des Wildes bezeugt. Wenn auch erfreulicherweise meiner Anregung auf Quellenangaben nunmehr durch Literaturverzeichnisse nach jedem Abschnitt entsprochen worden ist, so läßt doch leider die hier gebotene Auswahl noch manchen Wunsch offen. Ob Verletzungen durch Geschosse, Feinde, Rivalenkämpfe oder ob Verkehrsopfer noch unter „Krankheiten des Wildes" abgehandelt werden sollen, mag Ansichtssache sein. Daß aber der Abschnitt „Vergiftungen", der die immer verhängnisvoller werdenden Folgen moderner Düngung, Saatbeizung und Pestizidanwendung behandelt, auf nur 6 Seiten (weniger als „Verletzungen") besprochen wird, ist unbefriedigend. Wenn die Verfasser ihre Kurzfassung dieses Kapitels mit dem Satz begründen wollen: „Obwohl die Möglichkeit von Vergiftungen gegeben ist, sind beim Wild nur örtliche Verluste hierauf zurückzuführen. Keinesfalls hat ein allgemeiner Rückgang von Wildbeständen auf größerer Fläche bisher in Vergiftungen seine Ursache gehabt," so scheinen sie vergessen zu haben, daß Greifvögel auch zu den jagdbaren Tieren, also zum Wild, gehören und nachweislich in vielen Ländern durch Vergiftungen an den Rand des Aussterbens gebracht worden sind. Dasselbe gilt für fischfressende Großvögel aus anderen Vogelordnungen. Ich will auch gar nicht daran erinnern, daß wir den Kolkraben in Mitteleuropa hauptsächlich durch Gift ausgerottet haben. Aber warum wird hier jeder Hinweis auf die zahlreichen und gründlichen Untersuchungen in den USA vermieden?

Ich halte es — und das ganz besonders in einem grundlegend wichtigen Buch — für unvertretbar, heute noch die Folgen der Gifteinbringung in die Landschaft zu verharmlosen, auch oder gerade wenn infolge bisher mangelnder einschlägiger Untersuchungen das ganze Ausmaß der Giftkampagne-Folgen für Tier und Mensch noch nicht abzusehen ist.
G. N.

Glutz von Blotzheim, U. N. (Herausg.), K. M. Bauer, E. Bezzel (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. 699 S., 5 Farbtafeln, 100 Textabb. Frankfurt a. Main (Akademische Verlagsgesellschaft).

Wieviel des Lobes auch immer über das „Handbuch der Vögel Mitteleuropas" schon gesagt wurde, jeder neu erscheinende Band — der vorliegende behandelt die Hühner- und Kranichvögel — läßt den Referenten nach neuen Worten der Bewunderung für eine Veröffentlichnug suchen, die für unser Jahrhundert das zu werden verspricht, was Naumanns „Naturgeschichte der Vögel Deutschlands" für ihre Zeit gewesen ist: ein verläßliches Kompendium unseres Wissens über die heimischen Vögel. Ein solches Buch kann heute freilich nicht mehr von einem einzigen Autor geschaffen werden; zu seiner Erstellung bedarf es vielmehr der Hilfe einer großen Zahl von Mitarbeitern aus dem behandelten Gebiet und von Spezialisten für die einzelnen besprochenen Arten. Solche Hilfe stand den Bearbeitern in reichem Maße zur Verfügung und wurde von ihnen und dem Herausgeber genutzt, um ein Werk von einmalig hohem Standard zu schaffen, dessen Lücken meist nur die Lücken unseres Wissens überhaupt sind, die füllen zu helfen gewiß manche durch Hinweise in dem vorliegenden Werk angeregt werden. Neben der in hohem Grade erreichten Vollständigkeit zählen vereinzelte kleine Unterlassungen nicht, so wenn bei der Behandlung der Einbürgerungsversuche mit dem

Truthuhn nicht darauf hingewiesen wird, daß eine solche im Kottenforst bei Bonn und im Boenninghardt bei Xanten insoweit (einen vielleicht nur vorübergehenden) Erfolg hatte, als dort eine kleine Population dieser Vögel sich bis heute erhalten hat. Hingewiesen sei auch darauf, daß der bei der Behandlung des Birkhuhns auf Seite 130 erwähnte unweit der deutschen Grenze auf niederländisch-limburgischem Gebiet liegende Ort „Brunsum" identisch ist mit dem auf S. 118 genannten Brunssum und wie hier richtig mit Doppel-s geschrieben werden muß. Solche Nebensächlichkeiten spielen jedoch gewiß keine Rolle in einem Band, in dem wir erstmals in einem Handbuch eine ausführliche Darstellung der Stimmen unserer Rallen finden, in dem mehr als 9 Seiten der Analyse der Nahrung norwegischer, norddeutscher und alpiner Birkhühner gewidmet sind oder die Balz des Auerhuhns, das Verhalten des Bläßhuhns und vieler anderer Arten durch außerordentlich informative Abbildungen erläutert werden.

Erfreut stellt der Referent fest, daß die in früheren Bänden vielfach zu kurz gekommene taxonomische Diskussion im vorliegenden Band mehr zu ihrem Recht kommt, und auch vor taxonomisch-nomenklatorischen Neuerungen schrecken die Autoren nicht zurück, wenn sie sie für notwendig erachten; so folgen sie in der Behandlung der Rauhfußhühner Short (1967, Amer. Mus. Novit., no. 2289) und vereinigen *Tetrastes* mit *Bonasa* und *Lyrurus* mit *Tetrao*. Erstere Zusammenfassung erscheint auch dem Ref. angebracht; *Lyrurus* und *Tetrao* haben sich aber, obwohl gewiß Schwestergruppen, morphologisch doch schon so weit auseinanderentwickelt, daß es nicht angebracht erscheint, sie unter dem gleichen Gattungsnamen zu führen. Umgekehrt sollte man im Falle der Sultans- und Purpurhühner nicht davor zurückschrecken, *Porphyrula* (und *Notornis*) mit *Porphyrio* zu vereinigen, einen Schritt, den die Autoren trotz der auch von ihnen angenommenen nahen Verwandtschaft dieser Vögel nicht zu tun wagen. Erfreulich hinwieder ist die Entschiedenheit, mit der sie sich für die artliche Zusammengehörigkeit von *Phasianus colchicus* und *Ph. versicolor* und für die generische Verschiedenheit von Groß- und Zwergtrappe aussprechen. Allerdings ist die Verwandtschaft der Trappen mit den übrigen von den Verf. in der Ordnung Gruiformes vereinigten Familien fraglich, und es wäre nach Ansicht des Ref. sicher zweckmäßiger, sie als eigene Ordnung Otidiformes zu behandeln. Schließlich glaubt Ref., daß in einem Werk, das die einzelnen Arten mit sonst monographischer Ausführlichkeit behandelt, wohl auch eine vollständige Synonymenliste mit Zitaten der Originalbeschreibungen am Platze wäre; auch schiene es ihm angebracht, neben den deutschen und wissenschaftlichen Namen der Vögel auch die in den übrigen Sprachen des behandelten Gebietes anzuführen. Solche Wünsche betreffen nicht den Wert des Buches ernstlich beeinträchtigende Lücken, sondern möchte nur der Abrundung dessen dienen, was dieses vortreffliche Werk jedem Ornithologen bietet, wobei nicht zuletzt an die hervorragenden Abbildungen gedacht sei. H. E. Wolters

Balogh, J. (1972): The Oribatid Genera of the World. Mit 188 S., darin 16 Abb., und 71 Tafeln. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Der vorliegende Schlüssel für die in der Bodenbiologie so wichtigen Oribatiden stellt die vierte Bearbeitung einer bereits 1961, 1963 und 1965 in „Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungariae" erschienenen Bestimmungshilfe dar. Der Umfang der notwendigen Veränderungen erhellt schon daraus, daß die Zahl bekannter Gattungen von 1965 bis 1970 von 500 auf 700 angestiegen ist. Das Buch dürfte ein ausgereiftes, äußerst nützliches Handwerkszeug vor allem für die Bodenbiologen aus aller Welt sein. Es bietet neben Sammel- und Präparationsanweisungen, einer kurzen Übersicht über morphologische Termini und einem Systemvorschlag einen knappen Schlüssel, der durch eine Fülle von Zeichnungen (etwa 15 auf jeder der 71 Tafeln) illustriert und durch Merkmals-Codes wirkungsvoll ergänzt ist. Nach einem bestimmten Code ist die Verteilung von 5 bis 16 entscheidenden Merkmalen auf alle Genera einer Verwandtschaftsgruppe tabuliert, was die Identifikation sehr erleichtern dürfte. Bei jeder Gattung findet sich außerdem eine kursorische Verbreitungsangabe. Ein Verzeichnis der Gattungsnamen mit Autor, Jahr, Typusart und Vorkommen, eine Liste häufiger Gattungs-Synonyme und ein Index runden dies vortreffliche Hilfsmittel ab, das man sich in ähnlicher Qualität auch für andere Tiergruppen wünschen möchte. Zu erwägen wäre, ob die Vorkommensangaben nicht einmal (Schlüssel oder Katalog) fortgelassen werden sollten und wieweit ein Literaturverzeichnis vorteilhaft wäre. J. Niethammer

Kaestner, A. (1972): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. I: Wirbellose, 3. Teil: Insecta A. Allgemeiner Teil. Mit 272 S. und 182 Abb. VEB Gustav Fischer Jena.

Mit den Insekten, deren allgemeiner Teil nun vorliegt (der spezielle Band soll 1973 erscheinen) konnte Kaestner den Wirbellosenabschnitt seines so reichhaltigen, modernen und konzentrierten Lehrbuches vor seinem Tode abschließen. Der Wirbeltierband soll ab etwa 1975 in 4 Teilen unter der Herausgeberschaft von Starck und Wermuth erscheinen.

Ein Vergleich mit dem 1954 in 3. Auflage erschienenen Grundriß der Insektenkunde von Weber spiegelt die in den vergangenen Jahren vollzogene Verschiebung des Gewichts von morphologischer und entwicklungsmechanischer zu physiologischer Betrachtungsweise und Erkenntnis wider. So behandelt Weber auf 16, Kaestner auf 10 S. die Embryonalentwicklung, Weber auf 9 und Kaestner auf 60 S. die Sinnesorgane. Die beiden Lehrbücher unterscheiden sich also stark. Die Befürchtung, der Kaestnersche Insektenband sei eigentlich nur der Vollständigkeit halber notwendig, ist angesichts der geradezu atemberaubenden neuen Befunde gegenstandslos. In nun schon gewohnter Meisterschaft gibt der vorliegende Band den jetzigen Wissensstand in gut verständlicher Form wieder. Etwas schwierig ist allerdings das von Nachtigal beigesteuerte Kapitel über die Flugmechanik. Insgesamt wird die vorbildliche Darstellung aber sicherlich der vom Verfasser im Vorwort ausgesprochenen Absicht gerecht, die neuen Entwicklungen auch all den Interessenten bequem zugänglich zu machen, die nicht zufällig Spezialisten in einem Teilgebiet sind. J. Niethammer

Nachrichten

Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut, dem Kommissarischen Direktor des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, der am 21. 10. 1972 seinen 70. Geburtstag beging (s. Bonn. zool. Beitr. 1972, p. 289), wurde am 14. 11. 1972 das Große Verdienstkreuz des Verdienstordens der Bundesrepublik Deutschland verliehen.

Buchbesprechungen

Linsenmaier, W. (1972): Knaurs Großes Insektenbuch. Mit 398 S., 160 Bildseiten in Farben und vielen Randzeichnungen. Droemer Knaur München/Zürich.

Zeichnungen und Fotos dieses großformatigen Werkes, die ebenfalls dem Verfasser zu verdanken sind, machen das Blättern in dem Band zu einem wahren Augenschmaus. Die bizarre Fülle an Formen und Lebensweisen im Insektenreich äußert sich darin so anregend wie in keinem anderen Buch, das je in die Hände des Rezensenten kam. Wenn auch schwärmerisch und lyrisch zeugt der Text ebenso wie die Bebilderung von umfassender, lebendiger Sachkenntnis. Das großartige Werk aus einem Guß ist besonders geeignet, das Schauen zu lehren und den Leser aufgeschlossener für den überwältigenden Reichtum an Lebensäußerungen in der Insektenwelt zu machen. Daran denkend wird man die manchmal nicht ganz fachgerechten Formulierungen zwar bedauern, aber als nicht sehr wesentlich betrachten: so die mißverständliche Verwendung des Gattungsbegriffs und die Behauptung, auf die Insekten sei die Vegetation angewiesen (S. 9), das „fast immer grüne Blut" (S. 21), die nach dem „in der Tierwelt gewohnten Schema" gegliederte Extremität, daß „die Motte" manchmal schon ein Duftstoffmolekül wahrnehmen könne, „die Linse als länglicher Kristallkegel" (S. 22), die Beteiligung einer Iris am Facettenauge, die Entstehung polarisierten Lichts „durch gewisse Schwingungsvorgänge der Lichtwellen" (S. 23), die Melanine als „echte Blutfarbstoffe" (S. 37) etc. Wenn man aber die mehr theoretischen Erörterungen außer acht läßt, ist das Lesen und Schauen in diesem Buch nicht nur ein Genuß, sondern auch sehr lehrreich.

J. Niethammer

Salvini-Plawen, L. von (1971): Schild- und Furchenfüßer. Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 441. Mit 95 S. und 71 Abb. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg.

Eine mit Federzeichnungen reichlich und gut illustrierte Darstellung von Bau und Lebensweise der Caudofoveaten und Solenogastren, die den Fachzoologen deshalb interessieren muß, weil hier die Bewertung der ehemals als Wurmmollusken zusammengefaßten beiden Gruppen als getrennte Klassen und die Abteilung der Mollusken von Turbellarien begründet wird. Vollständige Artenlisten ergänzen diese nützliche, kleine Monographie.

J. Niethammer

Stugren, B. (1972): Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Mit 223 S. und 104 Abb. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Wenn im gleichen Verlag nach einem „Grundriß der Ökologie" von Kühnelt nun „Grundlagen der allgemeinen Ökologie" erscheinen, müssen Unterschiede bestehen, die im Titel nicht zum Ausdruck kommen. In der Tat ist das vorliegende Buch sehr viel theoretischer und bemüht sich, die ökologischen Beziehungen durch mathematische Modelle verständlicher und für sie Vorstellungen aus der Physik, insbesondere der Thermodynamik, nutzbar zu machen. Eine Fülle von Literatur aus Ost und West ist verarbeitet, wobei wir dankbar sein sollten, auf diesem Weg mehr über das russische Schrifttum zu erfahren.

Leider wimmelt das Buch von zumindest unklaren Formulierungen, wie sie gerade bei der Einführung noch ungewohnter Betrachtungsweisen peinlichst vermieden werden sollten. Dadurch erfährt der Leser zwar von der Notwendigkeit, Kreisprozesse, reversible und irreversible Vorgänge, innere Energie, Enthalpie und Entropie auch in der Ökologie zu kennen, wird aber diese Begriffe keinesfalls richtig lernen. Wer den Phänotyp als im Rahmen einer genotypisch festgelegten Reaktionsnorm durch den Einfluß der herrschenden Umweltbedingungen gestaltet versteht, wird an dem Satz Anstoß nehmen, daß einige Anpassungen genotypisch fixiert, andere dagegen rein phänotypischer Natur seien (S. 40). Auf S. 173 sind Methoden der Bestandsschätzung mit Methoden der Schätzung von Bestandsänderungen (relative Bestandszahlen) vermengt. Damit genug der vielen Beispiele unklarer Formulierung. Vor allem vermißt man die Verbindung qualitativer Beispiele und abstrakter

Modelle durch experimentelle Befunde. Zwar könnten diesem Zweck die Abbildungen dienen, die aber meist nicht im Text erklärt sind. Das Buch kann man also allenfalls als Anregung, keineswegs aber zum Erlernen der ökologischen Grundlagen empfehlen. J. Niethammer

Frädrich, H. und J. (1973): Zooführer Säugetiere. Mit 304 S. und 113 Verbreitungskarten. Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

Laut Vorwort ist es das Ziel dieses Büchleins, beim Zoobesucher grundlegende Kenntnisse über die gängigeren Arten und Verständnis für die Insassen eines Zoos zu wecken. In systematischer Folge werden die Kennzeichen, einige Maße, typische Verhaltensweisen, Daten zur Fortpflanzung, Höchstalter und Verbreitung der wichtigsten Zoosäugetiere aufgeführt. Zum Beispiel werden bei den Caniden Wolf, Fuchs, Fennek und Mähnenwolf besprochen. Das Buch bietet damit eine Menge von Informationen in angenehm lesbarer Form und wird sein Ziel gewiß nicht verfehlen, und auch der Fachmann wird sicherlich manches darin nachschlagen können. Zu wünschen wären aber Literaturhinweise im Einzelfall und mehr Konsequenz bei den Verbreitungskarten: Beim Stachelschwein ist das Areal der Gattung *Hystrix*, beim Igel nur das der Braunbrustform, beim Fuchs nur der europäische Teil, bei der Wildkatze das Areal der *silvestris*-Gruppe dargestellt.

J. Niethammer

Streble, H., und D. Krauter (1973): Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Ein Bestimmungsbuch mit 1700 Abbildungen. Mit 236 S. + 18 Fototafeln. Kosmos, Frankh'sche Verlagshandlung Stuttgart.

Nach Besprechung allgemeiner Fragen über Sammel-, Kultur-, Präparationsmethoden und Wassergüteklassen werden die mikroskopisch kleinen Tiere und Pflanzen im Süßwasser bis hinauf zu den Fadenalgen, Blattfuß-, Muschelkrebsen und Milben behandelt, in den häufigeren Arten auf Bestimmungstafeln abgebildet und in ihren wichtigsten Merkmalen stichwortartig charakterisiert. Eine liebevoll zusammengestellte und höchst anregende wie auch in der Form ansprechende Bestimmungshilfe, die eine harmlose und für das Verständnis ökologischer Zusammenhänge wertvolle biologische Betätigung sicherlich fördern wird, zumal ähnliche Ratgeber bisher fehlen. J. Niethammer

590.543
B71

BONNER
ZOOLOGISCHE
BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SMITHSONIAN
DEC 5 1973
LIBRARIES

SCHRIFTLEITUNG:
Prof. Dr. GÜNTHER NIETHAMMER

Heft 3 · 24. Jahrgang · 1973

BONN 1973

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
Heft 3 24/1973

Ausgegeben im September 1973

Die Zeitschrift „Bonner Zoologische Beiträge" ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 9,— DM je Heft bzw. 36,— DM je Jahrgang (einschl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen bei Vorausbestellung für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 1,50 DM je Exempl.; bis 20 S. 2,05 DM; bis 30 S. 2,45 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 1,00 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,25 DM; bis 30 S. 1,60 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,85 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,00 DM; bis 30 S. 1,20 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 24, Heft 3, 1973

Seite

Dr. phil.Hans Kumerloeve 70 Jahre 161

KOSSWIG, C.: Über die Ausbreitungswege sogenannter perimediterraner Süßwasserfische 165

KOSSWIG, L.: Ergebnisse von Beringungen im Vogelparadies am Manyassee (Türkei) 178

BAYTOP, T.: Neue Beobachtungen über die Verbreitung des kleinasiatischen Leoporden *(Panthera pardus tulliana)* in der Türkei 183

HARRISON, D. L.: Some comparative features of the skulls of Wolves (*Canis lupus* Linn.) and Pariah Dogs (*Canis familiaris* Linn.) from the Arabian Peninsula and neighbouring lands 185

SCHÜZ, E., und C. KÖNIG: Geier und Mensch mit Deutung archäologischer Funde in Kleinasien 192

LINDNER, K.: Das Gedicht vom Vogelfang des Nemesian 204

KÖNING, F. J,: Quantitative Angaben über die in der Türkei überwinternden Anatiden 219

HUŞ, S.: Naturschutz, Wildschutz und Jagdwesen in der Türkei 227

MERTENS, R.: Zur Kenntnis des iranischen Wüstenwarans, *Varanus griseus* 233

NAUMANN, C., und J. NIETHAMMER: Zur Säugetierfauna des afghanischen Pamir und des Wakhan 237

NAUMANN, C.: Ein ehemaliges Wildyak-Vorkommen im afghanischen Pamir 249

NOGGE, G.: Ornithologische Beobachtungen im afghanischen Pamir 254

NIETHAMMER, G.: Zur Vogelwelt des afghanischen Pamir und des Darwaz

THIEDE, W. und U.: Zur Biologie des Turmfalken *(Falco tinnunculus)* in Nepal 285

SPITZER, G.: Zur Verbreitung der Formen von *Panurus biarmicus* in der Westpaläarktis 291

CHAPPUIS, C., H. HEIM DE BALSAC und J. VIELLIARD: Distribution, reproduction, manifestations vocales et affinités du Bruant cendré *Emberiza cineracea* 302

ROBIN, P.: Comportement des colonies de *Geronticus eremita* dans le sud marocain, lors des periodes de sécheresse 317

DONTSCHEV, S.: Zur Avifauna Bulgariens 323

BERETZK, P., A. KEVE und I. STERBETZ: Der Sichelstrandläufer in Ungarn 325

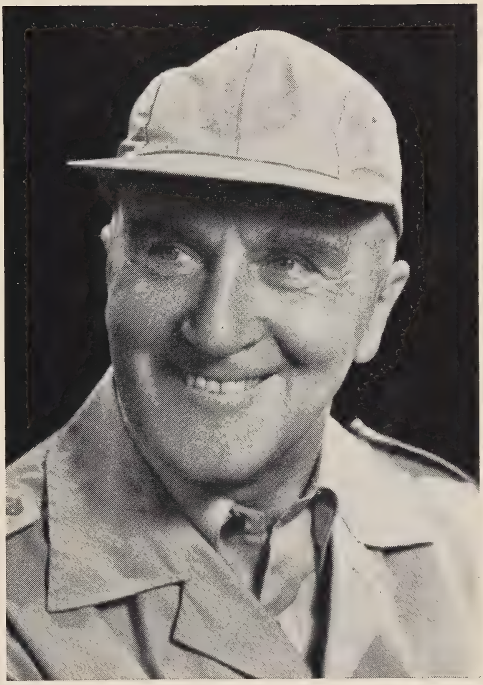
BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 3 Jahrgang 24 1973

Am 5. September 1973 vollendet

Museumsdirektor a. D.
Dr. phil.
Hans Kumerloeve

sein 70. Lebensjahr.



Kumerloeve

Schon als Direktor der „Staatl. Museen für Tier- und Völkerkunde" in Dresden (1936 bis 1939) und später als Erster Direktor der „Wissenschaftlichen Staatsmuseen" in Wien hatte er kollegiale Beziehungen zu unserem Institut und dessen Gründer geknüpft, die er in den unruhigen Jahren nach dem Kriege, in den Westen verschlagen, noch viel enger gestaltete. Als häufiger „Gastarbeiter" bereitete er sich in unserem Museum auf seine zoologischen Forschungs- und Studienreisen vor und bearbeitete hier seine ornithologische Ausbeute. Die Vögel nämlich hatten es ihm seit jeher angetan; der Vogelkunde hatte er sich bereits in Leipzig verschrieben und bald nach dem mit summa cum laude bestandenen Doktorexamen konnte er sich ihr auf 2 ersten Expeditionen ins nördliche Kleinasien ganz widmen (s. J. Orn. 1934/35). Aber erst für den Museumsdirektor a. D. begannen die eigentlichen Wanderjahre, in denen er seiner alten Liebe, der türkischen Vogelwelt, von 1953 bis 1969 fast alljährlich huldigen durfte.

Er tat dies so erfolgreich für die faunistische Erforschung Kleinasiens und mit solch leidenschaftlichem Engagement für den Schutz der Tierwelt

Vorderasiens, daß er bald der beste Kenner und Anwalt der Vögel dieser Länder wurde. Bei der Auswertung seiner Reisen in der Ornithologischen Abteilung des Zool. Forschungsinstituts und Museums Koenig war Dr. Kumerloeve bald allen Wissenschaftlern unseres Institutes ein vertrauter Kollege, der dank seiner phänomenalen Literaturkenntnis in breiten Bereichen der Biologie oft hilfreiche Auskunft spenden konnte und sie auch stets gern und mit immer gleich freundlicher Bereitwilligkeit gab. Unermüdlich nutzte er jede Stunde seiner wochen- und monatelangen Besuche, und in so mancher Nacht leuchtete nur noch ein Fenster unseres Museums, hinter dem der fleißige „Hodscha" das Ergebnis seiner Studien zu Papier brachte.

Am 21. Januar 1970 wurde Dr. Kumerloeve im Museum A. Koenig einstimmig zum Wissenschaftlichen Mitarbeiter ehrenhalber auf Lebenszeit gewählt, eine Auszeichnung, die ihm als erstem aus dem großen Kreis der unserem Institut nahestehenden Zoologen zuteil wurde.

Mit diesem Festheft, dessen Arbeiten unter dem Thema „Fauna des östlichen Mittelmeer-Raumes und des Nahen und Mittleren Ostens" dem Jubilar gewidmet sind, möchten die Autoren und das Museum Koenig die Verdienste Dr. Hans Kumerloeves um die zoologische Erforschung des genannten Raumes würdigen und dem ungewöhnlich rüstigen „Greis" mit dem jugendlichen Temperament noch erlebnisreiche Jahre ungetrübter Forschertätigkeit und Freude an der Natur wünschen.

Günther Niethammer

Anhang: In der folgenden Liste ist eine Auswahl solcher Arbeiten des Jubilars aufgeführt, die den Vögeln und Säugetieren des Vorderen und Mittleren Orients gewidmet sind. Er hat aber auch auf vielen anderen Gebieten der Biologie gearbeitet und insgesamt über 350 Arbeiten sowie zahlreiche weitere kurze Mitteilungen publiziert. Andere solche Arbeitsgebiete (in Klammern jeweils die Anzahl der Veröffentlichungen) sind:

Tierwelt Niedersachsens: Osnabrück—Dümmer—Emsland (60). — Vögel und Säugetiere Amrums und Föhrs (46). — Vergleichende Anatomie und Histologie (15). — Weitere ornithologische bzw. zoologische Arbeiten (11). — Museologische Beiträge (4). — Jagdgeschichte, Beizjagd usw. (21). — Nachrufe (10). — Sonstiges (6).

Zur Fauna des Vorderen und Mittleren Orients

1. *Vögel*

(1934/35): Beiträge zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens (Paphlagonien und Galatien). J. Orn. 82, 83 (mit G. Niethammer) und 17 weitere Beiträge K. & N. 1934/36.

(1957): Ornithologische Beobachtungen im „Zubringerraum" (Bulgarisch-rumänische Schwarzmeerküste) des Bosporuszuges. Bonn. zool. Beitr. 8.

(1958): Zur Verbreitung von *Streptopelia d. decaocto* (Friv.) in der Türkei, Anz. orn. Ges. Bayern 5.
— Von der Kolonie des Waldrapps, *Geronticus eremita* (L.), bei Birecik am Euphrat. Beitr. Vogelkde 6.

(1960): The bird-collection of W. Th. van Dyck (1857—1939) in the Museum of the American University of Beirut. Alauda 28.
— Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. Bonn. zool. Beitr. 12, Sonderheft.

(1961): Bemerkenswerte Vogelbälge aus dem Libanongebiet in der „American University of Beirut". Ebenda, 12.

(1962): Notes on the birds of the Lebanese Republic. Iraq Natur. Hist. Mus. Publ. 20/21.
— Zur Geschichte der Waldrapp-Kolonie in Birecik am oberen Euphrat. J. Orn. 103.
— Weitere Untersuchungen über die türkische Vogelwelt (ausgenommen Sumpf- und Wasservögel). Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuasi 27.

(1963): L'Avifauna du Lac d'Antioche (Amik Gölü-Göl Basi) et de ses alentours. Alauda 31.

(1964): Zur Sumpf- und Wasservogelfauna der Türkei. J. Orn. 105.

(1966): Liste systématique révisée des espèces d'Oiseaux de Turquie. Alauda 34.
— Liste des espèces d'Oiseaux en danger en Turquie. J. Orn. 34.

(1966/67): Migration et hivernage sur le Lac d'Antioche (Amik Gölü, Hatay, Turquie). Coup d'oeil sur son avifauna nidificatrice actuelle. Alauda 34, 35.

(1968): Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Nordost- und Ost-Kleinasien. Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuasi 32.

(1967/69): Recherches zur L'Avifauna de la République Arabe Syrienne. Essai d'un aperçu. Alauda 35, 36, 37.

(1969): Zur Avifauna des Van Gölü- und Hakkâri-Gebietes (E/SE-Kleinasien). Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuasi 34.
— Kritische Bemerkungen und Vorschläge zum Vogelschutz (einschließlich Flugwild) in der Türkei. Internat. Rat Vogelschutz Dt. Sekt. Ber. 9.

(1970): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens und der europäischen Türkei. (Ergänzungen — Hinweise — Fragestellungen). Istanbul Üniv. Fen Fak. 35.
— Hinweise und Ratschläge für künftige ornithologische Studien in der asiatischen und europäischen Türkei. Vogelwelt 91.

(1972): Brutstatus der Greifvögel (Falconiformes) im vorderasiatischen Raum (Türkei — Syrien — Libanesische Republik). Tier u. Umwelt 8.
— Liste comparée des Oiseaux nicheurs de Turquie méridionale, Syrie et Liban. Alauda 40.

(1973): A review on the history of ornithological research in Turkey. Ornith. Soc. Turkey, Bird Report (i. Dr.)
sowie über 110 weitere Publikationen, z. T. auch in türkischer Sprache.

2. *Säugetiere*

(1934): Gefangenschaftsbeobachtungen an einem kleinasiatischen Blindmoll, *Spalax monticola labaumei* Matschie. Zool. Garten 7 (mit G. Niethammer).

(1956): Zur Verbreitung des Leoparden (*Panthera pardus* L.) in Anatolien. Ebenda 22.

(1966): Zum Vorkommen der Mönchsrobbe, *Monachus m. monachus* (Hermann, 1779), im libanesischen Küstengebiet. Säugetierkdl. Mitt. 14.

(1967): Zur Verbreitung des Stachelschweins, *Hystrix leucura* Sykes, 1831, in Kleinasien. Ebenda 15.
— Großnager. Ebenda 15.

(1969): Bemerkungen zum Gazellen-Vorkommen im südöstlichen Kleinasien. Z. Säugetierkde. 34.

(1970): Jagd- und Schutzbestimmungen für Säugetiere in der Türkei. Säugetierkdl. Mitt. 18.

(1971): Zum Stand des Vorkommens von *Panthera pardus tulliana* Valenciennes, 1856, in Kleinasien. Zool. Garten 40.

(1973): Die Säugetiere (Mammalia) der Türkei. Ebenda (i. Dr.).
Ferner 14 weitere Beiträge.

Die von Dr. Kumerloeve aus dem Vorderen und Mittleren Orient beschriebenen Subspecies der Aves sind:

Galerida cristata ankarae 1934 (gemeinsam mit G. Niethammer),
Certhia brachydactyla stresemanni 1934 (desgl.),
Dryobates major paphlagoniae 1935 (desgl.),
Panurus biarmicus kosswigi 1958,
Calandrella rufescens niethammeri 1963,
Calandrella brachydactyla woltersi 1969,
Melanocorypha calandra hollomi 1969,
Passer domesticus mayaudi 1969,
Sylvia communis traudeli 1969,
Saxicola rubetra sengüni 1969 = *S. r. shengueni,*
Melanocorypha calandra dathei 1970.

Nach ihm wurden benannt:

das Säugetier *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus leosollicitus* v. Lehmann 1966,
der Vogel *Garrulus glandarius hansguentheri* Keve 1967 (für ihn und G. Niethammer gemeinsam),
die Tipulide *Tipula (Lunatipula) kumerloevei* Mannheims 1968,
die Schlange *Eirenis punctatolineatus kumerloevei* Eiselt 1971.

Über die Ausbreitungswege sogenannter perimediterraner Süßwasserfische

Akdeniz etrafinda yaşayan tatli su baliklarinin yayiliş yollari hakkinda

Von

CURT KOSSWIG, Hamburg

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Özet: Ak deniz etrafinda yayilmiş bulunan primer tatli su baliklari orijinleri bakimindan üçe ayrilabilir: 1. a.) menşeleri Güney-Dogu Asya elemanlari (mesela *Tor* genusu), b.) Bati Asya elemanlari (mesela bazi *Barbus* türleri), c.) eski Avrupa faunasi elemani olan ve Leuciscinae' ye ait bazi genuslar (mesela *Phoxinellus*). Son senelerde ortaya atilan bir araştirma sonucu olarak Miosen devrinin sonuna doğru bugünkü Akdeniz havzasi denizsel vasfini kayb ederek bir tatli su sistemi haline tahavvül etmiştir. Böylelikle dolambaçli ve bugünkü kitalar vasitasiyle yayilabilen tatli su yollarinin yaninda daha kestirmeli bir yolun daha mevcut olduğu düşünülebilir.

In den vergangenen 35 Jahren wurde im gesamten Staatsgebiet der Türkei im Rahmen einer allgemeinen faunistischen Aufnahme eine reiche Sammlung auch von Süßwasserfischen zusammengebracht. Ihre Bearbeitung lieferte für viele bekannte Arten Erstfunde aus der Türkei, daneben aber auch eine größere Anzahl in der Türkei endemischer, als neu beschriebener Arten. Damit ergab sich erstmalig eine wohl fundierte zoogeographische Betrachtung der Fische besonders Anatoliens, zugleich aber auch der Nachbargebiete im Nahen Osten. Ältere Überlegungen von Bodenheimer (1934) und Berg (1933) konnten richtiggestellt werden (Kosswig 1952). Endlich hat sich in den letzten Jahren M. Karaman (1969, 1971, 1972) durch die Revision mehrerer Gruppen der schwierigen Cypriniden verdient gemacht und eine Überprüfung früher geäußerter Erörterungen zur historischen Zoogeographie der türkischen und der vorderasiatischen Süßwasserfische ermöglicht (Kosswig 1964, Kosswig & Battalgil 1942). In diese Erwägungen sind paläogeographische Daten einzubeziehen. Hierher gehören folgende Tatsachen: 1. Die Hebung Anatoliens auf seinen heutigen Stand über dem Meeresniveau ist ein spätes, plio- bis pleistozänes Ereignis (Chaput 1934). — 2. eine einheitliche, aber auf das eigentliche Kleinasien beschränkte Landmasse erscheint im Miozän, während Ostanatolien noch größtenteils vom Meer bedeckt bleibt. Kleinasien bewahrt andererseits lange einen direkten Kontakt mit der Balkanhalbinsel bis zur Peloponnes; über das verbindende ägäische Festland führte ein Süßwasserstrom, der Ägäopotamos Verhoeffs (1941), u. a. Wasser aus dem Sarmatischen Becken in das am Ende des Pliozäns verkleinerte Mittelmeer. Die Mündung des Ägäopotamos wird zwischen Kreta und Kos angenommen. Die frühe Besiedlung Kleinasiens mit primären Süßwasserfischen, wie es die Cypriniden sind, erfolgte demnach von ihrem südostasiatischen Entstehungs- und Mannigfaltigkeitszentrum aus auf dem Umweg über Sibirien und Mitteleuropa. Erst mit dem Verschwinden der syrisch-persischen See im oberen Miozän wird für primäre Süßwasserfische ein Weg zwischen Vorderasien und Kleinasien frei. — 3. Während längerer Epochen, noch während des Pleistozäns, war die centralanatolische Hochebene von einem Seensystem bedeckt (centralanatolischer Binnensee), das für den Faunenaustausch zwischen verschiedenen Flüssen von großer Bedeutung war, die heute in verschiedene Meere münden (Sakarya, Kizil Irmak, Çoruh, Araxes, Kura, Euphrat und Tigris). Sieht man von Repräsentanten der peripheren Süßwasserfische wie *Mugil*-Arten und *Anguilla anguilla* ab, so beeindrucken die sekundären durch die große Zahl ihrer Vertreter wie durch ihr verschiedenes Alter in Anatolien. Die ältesten sekundären Süßwasserfische Anatoliens sind Cyprinodontiden aus der Gattung *Aphanius* (einschließlich der aufgehobenen Gattung *Anatolichthys* und des jetzt als Subgenus betrachteten *Kosswigichthys)*. Die Gesamtverbreitung dieser Gattung deckt sich eindeutig mit dem der Tethys bzw. der Paratethys, die seit voreozänen Zeiten bis zum Miozän große Teile Europas bedeckte. Fossile Vertreter lebten im Pariser Becken, aber auch in Transkaspien; die rezenten *Aphanius* sind perimediterran verbreitet und dehnen ihr Gebiet bis in den westlichen Indischen Ozean aus. Man wird *Aphanius* mit guten Gründen als Relikt der Tethys bezeichnen können (Steinitz 1951; Kosswig 1943; Villwock, zuletzt 1972).

Eine zweite Gruppe sekundärer Süßwasserfische Anatoliens stellen die sarmatischen Relikte, wie die Gattungen *Mesogobius, Bubyr, Proterorhinus, Caspialosa* und *Clupeonella*. Sie haben Repräsentanten im Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres und der Marmara; *Gobius platyrostris* lebt noch in 2000 m Höhe im Oberlauf der Kura, die in das Kaspische Meer mündet (Kuru 1971).

Unter den Glazialrelikten finden sich folgende sekundären Süßwasserarten: *Gasterosteus aculeatus* in küstennahen Gewässern des Schwarzen und des Mittelmeeres sowie *Salmo trutta,* die in den Ökotypen *fario* und *lacustris* sich in vielen kalten Gewässern ganz Anatoliens findet und selbst die Oberläufe von Euphrat und Tigris besiedelt hat. Die Forelle von offenbar großer ökologischer Valenz hat wahrscheinlich eine ältere Salmonidenschicht in Anatolien weitgehend verdrängt. Nur aus dem Oberlauf des Seyhan ist *Salmo (Platysalmo) platycephalus* von Behnke (1968) beschrieben worden.

Eine vierte Gruppe mariner Einwanderer aus der jüngsten Zeit enthält mediterrane Zuwanderer wie *Syngnathus abaster (= S. nigrolineatus)* und *Atherina mochon*. Beide erreichten vermutlich während eines der letzten Interglaziale sogar den Kaspisee. Während die Seenadel in vielen Stillgewässern am Rande des Schwarzen Meeres und der Marmara verbreitet ist, kennen wir *A. mochon* nur aus dem See von Sapanca, einst ein Abschnitt des Sakarya-Bosporus von Pfannenstiel, der im Thyrrenien I und II die Verbindung zwischen dem pontokaspischen Gebiet und dem Mittelmeer bildete. Anzufügen sind hier Einwanderer aus dem Indischen Ozean, die auf Euphrat und Tigris beschränkt sind, wie *Arius cous* und *Mugil abu*, letzterer in einem Exemplar in den Quellen des Habur an der türkisch-syrischen Grenze erbeutet (Kuru, mündl. Mitteilung).

Auf den ersten Blick erscheint die Geschichte der Süßwasserfische der primären Gruppe in unserem Gebiet unübersichtlich. Ein erster Versuch, sie zu interpretieren, erfolgte vor 30 Jahren (Kosswig & Battalgil 1942). Er kann durch spätere Veröffentlichunen in seinem Grundprinzip als bestätigt gelten. Einzelzüge treten aber deutlicher hervor, und neue paläogeographische Daten erleichtern das Verständnis.

Man kann ihrer allgemeinen Verbreitung nach unter den türkischen primären Süßwasserfischen zwei Gruppen unterscheiden, die als westlicher und als östlicher Herkunft bezeichnet werden dürfen. Mit westlicher Herkunft sind Arten oder Gattungen gemeint, die in Europa mehr oder weniger weit verbreitet sind und die ihr Areal über Teile oder auch die Gesamtheit der Türkei ausdehnen und diese an ihren Ost- und Südgrenzen noch erheblich überschreiten können. Soweit es sich bei diesen „westlichen“ Formen um Cypriniden handelt, darf man mit Banarescu (1968) annehmen, daß sie in Ostasien entstanden und den Weg nach Europa über Sibirien fanden, das noch im Pliozän eine reichere Cyprinidenfauna besaß als heute. Frühe Einwanderer nach Europa haben sich zu Gattungen differenziert, die verschiedene Teile des Gebiets mit verschiedenen Arten oder Subspecies besiedeln. Später von Europa her in türkische Süßgewässer vorgedrungene Formen, früher als „Donaufauna“ bezeichnet, sind bevorzugt im Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres, der Marmara und des im Pleistözän schrittweise von S nach N im Meer versinkenden Ägäopotamos zu finden.

Zu dem alten europäischen Faunenelement gehören, reich vertreten in Anatolien, die folgenden Gattungen mit dort endemischen Arten:

Alburnus orontis (einschließlich *A. kosswigi, A. nasreddini, A. escherichi),* von C-Anatolien bis zum Hatay
Alburnus akili, See von Beyşehir (C-Anatolien)
Alburnus heckeli, Hazar-See bei Elaziğ (O-Anatolien)
Alburnus mossulensis, Euphrat-Tigrissystem
Chalcalburnus tarihi, Van See
Chondrostoma regium, Chondrostoma colchicum. Kizil Irmak (?), Euphrat und Tigris, nördliches O-Anatolien
Aspius vorax, Euphrat und Tigris
Gobio hettiticus, C-Anatolien

Gobio gobio microlepidotus, G. g. intermedius, C-Anatolien

Leuciscus cephalus orientalis, L. c. cephalopsis, Euphrat und Tigris, östl. N-Anatolien, C-Anatolien

Leuciscus lepidus, Euphrat und Tigris, See von Beyşehir

Cobitis elongata bilseli, See von Beyşehir, Murat suyu (oberer Euphrat) [1]

Noemacheilus angorae, Balkan, ganz Anatolien.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß diese Arten mit alter europäischer Verwandtschaft im Gegensatz zu der sogleich zu besprechenden „Donaufauna" im Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres, der Marmara und im ägäischen Gebiet fast vollkommen fehlen, dafür aber Zeit genug hatten, sich nach Ostanatolien auszudehnen und mit Euphrat und Tigris bis Mesopotamien vorzudringen. Ihre schnelle Verbreitung über Central- und Ostanatolien wurde sicherlich durch den centralanatolischen Binnensee sehr erleichtert. Es wurde bereits an früherer Stelle darauf hingewiesen, daß das westanatolische Bergland eine wichtige Verbreitungsgrenze für Bewohner Centralanatoliens darstellte (Kosswig 1955, 1956), so daß diese den ägäischen Raum nicht erreichen konnten.

Zu den mit der mitteleuropäischen, sogenannten Donaufauna identischen Arten gehören u. a. die folgenden:

Alburnus alburnus
Blicca bjoerkna
Abramis brama
Chondrostoma nasus
Rutilus rutilus
Rutilus frisii
Gobio gobio
Rhodeus sericeus amarus
Scardinius erythrophthalmus
Leuciscus borysthenicus
Alburnoides bipunctatus
Aspius rapax
Lucioperca lucioperca
Perca fluviatilis
Chalcalburnus chalcoides.

Im Schwarzmeergebiet liegt für die meisten dieser Formen die östliche Verbreitungsgrenze im Mündungsgebiet des Kizil Irmak und des Yeşil Irmak. Nur im westlichen Teil der nordanatolischen Küste des Schwarzen Meeres gibt es langsam fließende und stehende Gewässer großen Umfangs, den typischen Biotop der „Donaufauna". Im nördlichen O-Anatolien bis zur sowjetischen Grenze gibt es nur kleine, meist stark fließende Flüsse und Bäche. In diesen leben nur solche Arten, die sich auch heute noch durch das brackige Schwarze Meer verbreiten können, wie *Chalcalburnus chalcoides, Barbus plebejus escherichi* und *Rutilus frisii.* In den großen Seen im Umkreis der Marmara sind diese Arten oft vertreten. Bemerkenswert ist das Vorkommen von Vertretern dieser Fauna im ägäischen Gebiet: *Chondrostoma nasus* wurde bei Manisa, *Alburnoides bipunctatus* und

---

[1] Bacescu briefl.

Rhodeus sericeus amarus bei Izmir und *Leuciscus borysthenicus* noch weiter südlich bei Güllük gefangen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Elemente der sogenannten Donaufauna das in den Glazialen weitgehend ausgesüßte Schwarze Meer als Refugium benutzten, von dem aus sie sich in unser Gebiet am W- und N-Rande ausbreiten konnten, während sie sich postglazial wieder nach Mitteleuropa vorschoben.

Einen ganz andersartigen Verbreitungstyp stellen in Anatolien die Formen dar, die west- oder südostasiatischer Herkunft sind und die in Anatolien einwanderten, seitdem dieses den Anschluß an Westasien gefunden hatte, also seit dem unteren Miozän oder dem beginnenden Pliozän. Sehr wenige dieser Formen kommen heute in Europa vor, auch das ägäische Gebiet wurde kaum erreicht, die westanatolische Schranke selten überschritten. Im Marmaragebiet besitzt nur der Iznik-See einen Vertreter dieser Gruppe in *Capoeta tinca,* die ebenso wie *Capoeta capoeta sieboldi* im übrigen auf alle ins Schwarze Meer mündenden Flüsse von Sakarya bis zum Rion beschränkt ist. Daß diese Ausbreitung durch das glaziale, ausgesüßte Schwarze Meer hindurch erfolgte, kann nicht zweifelhaft sein. Die westasiatische Gattung *Capoeta* (nach Karaman 1969, bislang fälschlicherweise zu *Varicorhinus* gestellt) ist in Persien, Syrien, Mesopotamien, Palästina und in Anatolien weit verbreitet. Das größte Areal besitzt *Capoeta capoeta* mit Unterarten im Kura- und Araxesbecken, im Euphrat-Tigris-System einschließlich Syriens und Palästinas sowie in Teilen Anatoliens. *C. trutta* (bzw. die ihr verwandte oder mit ihr identische *C. barroisi)* lebt im Euphrat und Tigris und kommt auch im Hatay und bis Tarsus vor. Diese aus dem syrischen Raum nach W vorstoßende Ausbreitung, die u. a. auch in der Gattung *Acanthobrama* beobachtet werden kann, ist dadurch bedingt, daß während einer glazialen Regression des Mittelmeeres der Golf von Iskenderun trocken lag (Kosswig 1965).

Die Angabe, daß im Beyşehir- und im Eğridirsee ein Vertreter der hochasiatischen Gattung *Schizothorax* vorkäme, ist inzwischen durch Karaman (1969) richtiggestellt worden: Die für *Schizothorax* gehaltenen Individuen sind tatsächlich etwas aberrante Angehörige der lokalen *Capoeta pestai.* So bleibt als „hochasiatisch", und im übrigen streng auf das Euphrat-Tigris-Gebiet beschränkt, nur die Siluridengattung *Gymnothorax* mit zwei oder drei Arten übrig. Diese hochspezialisierten Fische leben an vielen Stellen in der Forellenregion beider Ströme.

Die unten näher zu besprechenden Gattungen mit sogenannter perimediterraner Verbreitung, die nach Berg (1933) Beziehungen zur hochasiatischen Fauna besitzen sollten, sind offenbar ganz anders zu beurteilen (s. S. 15).

Noch im Ceyhan, einem ins Mittelmeer mündenden Fluß des eigentlichen Kleinasiens, lebt eine Art afrikanischer Herkunft: Der Wels *Clarias* *lazera* (Kosswig 1969), sonst in Palästina, Syrien und dem Hatay verbreitet. Einer der Oberläufe des Ceyhan, das Aksu, gehörte ursprünglich zum Grabenbruch des Jordan und wurde erst später vom Ceyhan angezapft. So erklärt sich das Vorkommen von *Clarias lazera* gemeinsam mit *Anguilla anguilla* und *Blennius fluviatilis* relativ einfach. *Clarias* wurde übrigens im Euphrat-Tigrissystem nie gefunden, obwohl in anderen Gruppen oft enge Beziehungen zwischen Syrien-Palästina und den beiden großen Strömen beobachtet werden. Ob hierfür ökologische Gründe verantwortlich sind, indem ein anderer Fisch dort die Stelle des *Clarias* besetzt hält, muß dahingestellt bleiben.

Als gegen Ende des Miozäns die letzte Verbindung zwischen dem Mittelmeer und dem Indischen Ozean verloren ging, wurde Mesopotamien von einer reichen Süßwasserfischfauna besiedelt. Einerseits konnten Westasiaten und Alteuropäer in das Gebiet sich ausdehnen, andererseits gelangte nunmehr unter klimatisch günstigen Bedingungen ein Teil der sehr reich entwickelten südostasiatischen Fauna hierher und eroberte darüber hinaus während des Pliozäns Afrika, Syrien-Palästina, Arabien und drang nach Anatolien vor. Zu dieser aus SO-Asien stammenden Fauna im Nahen Osten gehören u. a. Gattungen wie *Clarias, Mastacembelus, Cyprinion, Bertinius, Carasobarbus, Kosswigobarbus, Tor, Discognathus, Garra, Tylognathus,* ein Teil der Arten der artenreichen Gattung *Barbus* s. str. und vielleicht *Hemigrammocapoeta.* Aus der Frühzeit der Einwanderung dieser südostasiatischen Elemente nach Anatolien (kein Vertreter in Europa!) ist in erster Linie das Subgenus *Neothylognathus* der Gattung *Hemigrammocapoeta* zu nennen. *H. klatti* lebt in den Quellen des Großen Mäander am äußersten Westrand der anatolischen Hochebene, ferner in einem Quellsee bei Isparta und dem benachbarten See von Eğridir in SW-Centralanatolien. Die anderen Gattungen treten erst im Euphrat-Tigrisgebiet sowie südlich des Taurus bis in die Gegend von Tarsus auf. Diese Art der Verbreitung legt folgenden Schluß nahe: Eine erste Invasion südostasiatischer Elemente erfolgte bereits im Spättertiär. Ihr einziger heutiger Repräsentant, *H. klatti,* überstand die Bedingungen des Pluvials (Glazials) auf der anatolischen Hochebene. Andere Südostasiaten wanderten im Glazial ab oder wurden vernichtet; eine Neubesiedlung insbesondere Ostanatoliens, d. h. der beiden Zuflüsse des Euphrats, Kara Su und Murat Suyu, erfolgte erst postglazial von einem südlich des Taurusgebirges gelegenen Refugium her. Gegen diese Interpretation kann eingewandt werden, daß gerade die Gattung *Hemigrammocapoeta* keine engeren Beziehungen nach SO-Asien besitzt, ihre Verbreitung ist auf den Raum zwischen Anatolien und Palästina beschränkt. Betont sei noch, daß manche dieser südostasiatischen Gattungen Vertreter auch noch in Nordafrika besitzen, wie z. B. *Tor.* Auf diese Tatsache wird bei der Besprechung perimediterran verbreiteter Formengruppen noch zurückzukommen sein.

Die frühe Besiedlung Anatoliens durch primäre Süßwasserfische begann, wie die vorausgehenden Erörterungen gezeigt haben werden, bereits im Tertiär. Während der Kälteperioden des Pleistozäns standen ihnen relativ leicht erreichbare Refugien zur Verfügung, nämlich 1. ein weitgehend ausgesüßtes Schwarzes Meer, in dem nicht allein die aus Mitteleuropa verdrängte „Donaufauna" eine Zuflucht fand; vielmehr konnten auch Elemente westasiatischer Herkunft wie *Barbus plebejus, Capoeta tinca* und die Rasse *sieboldi* der *C. capoeta* davon Gebrauch machen.

2. Das System des centralanatolischen Binnensees, der heute auf wenige, zum Teil salzige Seen eingeschrumpft ist, vermittelte im regenreichen Pleistozän Zufluchtmöglichkeiten; wurde dieser See doch nicht allein durch Regenwasser gespeist, sondern erhielt Zufluß aus zahlreichen Quellen, die während der Wintermonate zur Aufwärmung des Wassers beigetragen haben dürften.

3. Die Niederungen im Gebiet des Kaspisees im Mündungsgebiet von Kura und Araxes, das warme Lenkoran, bilden ein Gebiet, aus dem bei Eintritt günstiger Verhältnisse *Capoeta capeta capoeta* und *Aspius aspius* bis auf 2000 m Höhe (wieder?) in Ostanatolien aufsteigen konnten.

4. Syrien und Mesopotamien boten den aus SO-Asien eingewanderten Formen ein Rückzugs- und Differenzierungsgebiet, aus dem sie bis in die hochgelegenen Zuflüsse des Euphrat aufzusteigen vermochten, nachdem diese, sich an der östlichen Grenze Kleinasiens vereinigend, den Weg nach S fanden.

Während der centralanatolische Binnensee wahrscheinlich für viele, auch wärmeliebende Arten als Refugium dienen konnte, lagen die Verhältnisse in dem sich hoch auftürmenden Ostanatolien wesentlich ungünstiger. Kuru (1971) hat darauf hingewiesen, daß Ostanatoliens große Ströme, die heute zu drei verschiedenen Meeren abwässern (Çoruh und Yeşil Irmak bzw. Kelkit ins Schwarze Meer; Araxes und Kura in den Kaspi; Euphrat in den Indischen Ozean) in engster Nachbarschaft und über weite Strekken bei verschiedener Flußrichtung parallel zueinander verlaufen. Geringfügige Änderungen im Niveau, vor allem im Gebiet kleiner Zuflüsse, werden oft Gelegenheit zur Anzapfung eines Flußsystems durch ein anderes geboten haben. Dadurch wurde ein Faunenaustausch zwischen denjenigen Arten ermöglicht, die eine Kälteperiode an Ort und Stelle überstanden, also nicht in ein Refugium abwanderten. Nur vier Arten können hier genannt werden, die in den verschiedenen Systemen in identischer Form vorkommen: *Leuciscus cephalus orientalis* und *Alburnoides bipunctatus fasciatus* (beide von der alten europäischen Fauna abstammend), ferner *Barbus plebejus,* vermutlich westasiatischer Herkunft, und endlich ein sekundärer Süßwasserfisch, *Salmo trutta,* die Forelle. Ganz anders verhalten sich wärmebedürftige Formen: So stammt *Capoeta c. capoeta* offenbar aus dem kaspischen, *C. c. umbla* aus dem syrisch-mesopotamischen Refugium. Beide leben heute in gleicher Höhenlage, erstere im Araxes und der Kura, letztere im Euphratsystem. *C. c. sieboldi* dürfte im glazialen Schwarzen Meer überlebt haben.

Die Gruppe der „perimediterran" verbreiteten Formen ist mit dieser Bezeichnung nicht ihrer Herkunft nach charakterisiert, sondern nur auf Grund ihrer aktuellen Verbreitung. Damit bleibt ihre Geschichte unberührt. Die Gattung *Barbus* s. str. ist in Afrika reich vertreten. Dabei sind sich die Autoren darin einig, daß die *Barbini,* wie auch die *Torini* süd- oder ostasiatischer Herkunft sind und ihre Einwanderung nach Afrika spät erfolgte, seit Ende des Miozäns und im Verlauf des Pliozäns. Denn erst seit jener Epoche war ein letzter mariner Graben verschwunden, der bis dahin das Mittelmeer noch mit dem Indischen Ozean im Gebiet zwischen dem Hatay über Mesopotamien zum Golf von Oman verband. Grundsätzlich steht der Annahme nichts entgegen, daß die Gattungen *Tor* und *Pseudotor* von Vorfahren abstammen, die, aus Südasien kommend, Mesopotamien und Arabien überquerten und in Nordafrika eindrangen. Daß auf diesem Wanderweg immer der Nil gelegen war, der eine reiche äthiopische Fischfauna beherbergt, muß allerdings hinzugefügt werden. Eine Gruppe von Arten der großen Gattung *Barbus* lebt in W-Asien sowie in Europa. Hierher gehören in Europa nördlich der Alpen *Barbus barbus,* sekundär durch Flußanzapfung aus der Donau in den Vardar gelangt, in Südfrankreich und Norditalien *B. meridionalis,* in Spanien *Barbus comiza.* Letztere Art hat auch N-Afrika erreicht. Wenn man bedenkt, daß die Entstehung der Straße von Gibraltar in den Anfang des Pliozäns gelegt wird, ist ein Übergang im genannten Gebiet leicht vorstellbar, dies um so mehr, als viele andere Tierarten eine ganz ähnliche Verbreitung aufweisen. Unklar bleibt allerdings, ob Spanien von N-Afrika her erreicht wurde oder ob in entgegengesetzter Richtung zuerst Spanien, dann erst Afrika besetzt wurden.

Eine *Barbus*-Art, deren Verbreitungsgebiet in W-Asien beginnt und sich dann in vielen Subspezies bis nach Spanien und N-Afrika zieht, ist nach Karaman (1971) *B. capito.* Folgende Subspezies sind bekannt:

Name der Subspezies	Verbreitung
capito	Kura, Araxes, Aralsee (ev. Euphrat und Tigris)
pectoralis	Adana, Aksu, d. h. Kleinasien südlich des Taurus, Syrien, Libanon, Israel
albanicus	S.-Albanien, N.W.-Griechenland
callensis	Tunis, Algerien, Marokko
massaensis	W. Marokko
bocagei	Pyrenäenhalbinsel außer Ebrosystem
graellsi	System des Ebro
haasi	Gebirgsbäche im Ebrosystem

Besonders das Vorkommen von *Barbus capito* in Transkaspien und im Oberlauf der Araxes in Ostanatolien sprechen für eine Ausbreitung dieser Art vom O her. Sie hinterließ auf ihrer Wanderung westwärts Subspezies in Südkleinasien und in Syrien-Palästina, erscheint dann wieder im Westbalkan, schließlich in Spanien und in Nordafrika. Eine andere, sehr formenreiche *Barbus*-Art ist *B. plebejus*, dem Karaman (l. c.) folgende Subspezies zuordnet:

Name der Subspezies	Verbreitung
plebejus	Italien, N-Dalmatien
cyclolepis	Maritza
strumicae	Struma
escherichi	Flüsse im Umkreis des Schwarzen Meeres und der Marmara, vom Ufer bis in große Höhen
euboicus (?)	Euboia
pergamonensis	Bergama (Westanatolien)
kubanicus	Kuban
tauricus	Krim
ercianus	Zuflüsse zum Vansee
ciscaucasicus	Kuma, Terek, Dagistan
lacerta	Kura, Araxes, Çildirsee, Aleppo, Tigris, Euphrat
kosswigi	Hakkari, Zuflüsse des Tigris
gottschaicus	Sewansee
prespensis	Mazedonien, Prespasee

Grundsätzlich kann die Verbreitung der genannten *Barbus*-Arten mit Hilfe von süßen Gewässern auf der Kontinentalmasse erklärt werden; dies gilt besonders von *B. plebejus*, der von südlichen Zuflüssen in den Kaspisee im O sich rings um das Schwarze Meer verbreitet und über die Balkanhalbinsel im W nur bis Dalmatien und in den Po gelangte. Im Pleistozän noch war das Schwarze Meer oft ausgesüßt, die Ägäis zum Teil noch landfest mit Griechenland und Kleinasien verbunden und die nördliche Adria trocken gefallen. Problematischer als die Verbreitung von *B. plebejus* ist die von *B. capito*. Von Transkaspien reicht ihr Areal bis Südanatolien und Dalmatien, dann erscheinen weitere Subspezies erst wieder in Spanien und Nordafrika. Erst durch Karamans wichtige Revision wurde die Zugehörigkeit dieser spanischen und nordafrikanischen Barben zu *B. capito* erkannt. Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, daß nach neueren Forschungsergebnissen zu einem allerdings relativ frühen Zeitpunkt das Mittelmeer selbst als Wanderweg für primäre Süßwasserfische gedient haben kann.

1967 hat Ruggieri den jetzigen Stand unserer Kenntnisse über die Verhältnisse im Mittelmeer zusammengefaßt, wie sie sich seit dem Miozän darstellen: Im unteren Miozän bestand zunächst noch eine breite Verbindung zwischen Atlantik und Indik durch das heutige Mittelmeer. Am Ende des mittleren Miozäns wird die Verbindung mit dem Atlantik zunächst durch die „North Betic strait", später durch die „South Rif strait" sichergestellt. Im unteren Miozän geht die Verbindung mit dem Indischen Ozean ganz verloren. Zu etwa gleicher Zeit entwickelt sich aus der Paratethys allmählich das Sarmatische Binnenmeer, zunächst noch mit „irregular communications with the Mediterranean across the Balkan peninsula and Turkey". Am Ende des Miozäns wird das Mittelmeer vollkommen auch vom Atlantik getrennt. Die sich bildenden Lagunen trocknen aus oder werden ausgesüßt, wie ihre *Melanopsis*fauna beweist. Nach den Tiefseebohrungen der „Glomar Challenger" bildeten sich auf dem Boden des trokken gefallenen Mittelmeeres sogar Gips- und Steinsalzlager. Im Pliozän öffnet sich sodann die Straße von Gibraltar, damit werden erneut marine Verhältnisse im Mittelmeer hergestellt. Es herrschten also im Bassin des heutigen Mittelmeeres gerade zu einer Zeit lakustrische Verhältnisse, als in Antolien sich die „alteuropäische" Fischfauna mit der westasiatischen und der südostasiatischen zu mischen begonnen hatte! Es wird sich kaum eindeutig entscheiden lassen, in welchem Umfang der direkte Weg durch ein ausgesüßtes Mittelmeer größere Bedeutung erlangte als der „Land"weg mit Hilfe alter Süßgewässer nördlich oder südlich des Mittelmeerbeckens. Mit dem Nachweis einer lakustrischen Phase des Mittelmeeres im endenden Miozän ist jedenfalls ein bislang unbekannter Verbreitungsweg aufgezeigt, durch den es Elementen der vorderasiatischen Fischfauna gelingen konnte, sich perimediterran zu verbreiten.

Nun sind unter den Cypriniden nicht nur West- oder Südostasiaten, wie *Barbus* und *Tor* „perimediterran" verbreitet, sondern auch eine Reihe von Gattungen der Leuciscinae, einer holarktischen Unterfamilie, die sich im Raum nördlich von dem der Barbinae entwickelt hat (Banarescu 1968). Demnach kann angenommen werden, daß seit der im Miozän beginnenden Besiedlung Anatoliens durch Cypriniden von Europa her Vertreter der Leuciscinae sich in Kleinasien zu differenzieren begannen. Unter ihnen sind, worauf Karaman (1972) neuerdings hingewiesen hat, eine große Anzahl von klein- oder zwergwüchsigen Formen, von denen er annimmt, daß sie mehrfach, also in paralleler Evolution, aus größeren Vorfahren sich entwickelt haben. So ist z. B. nach Karamans Meinung die Gattung *Leucaspius* mit der Art *delineatus* aus der Gattung *Scardinius* entstanden. Dabei kam es zu einer Reduktion der Reihen der Schlundzähne sowie zu einer Rückbildung der Seitenlinie und zum Zwergwuchs. In ähnlicher Weise sollen von einem *Ladigesocypris*-ähnlichen Vorfahren her die Gattungen *Acanthobrama* und *Phoxinellus* entstanden sein. Im Gegensatz zu der heute monotypischen Gattung *Ladigesocypris* mit reduzierter Seitenlinie haben die Arten der Gattung *Acanthobrama* sich eine wohlausgebildete Seitenlinie bewahrt. In der Karamanschen Revision erhält die Gattung *Phoxinellus* eine bedeutende Stellung. In ihr werden viele Arten vereinigt, die durch frühere Autoren auf *Phoxinellus, Paraphoxinus, Pararhodeus, Leucaspius* u. a. verteilt worden waren. Nach Karaman gehören selbst einige südeuropäische, bisher zur Gattung *Rutilus* gestellte Arten zur Gattung *Phoxinellus* im neu umrissenen Sinn. Zu letzteren gehört nach Karaman *Ph.* (bisher *Rutilus) rubilio,* von Westkleinasien bis Italien verbreitet. Es kann vermutet werden, daß die spanische Art *R. macrolepidotus* ebenfalls im *Phoxinellus* aufgenommen werden muß. So wird auch der vorderasiatische und südanatolische *Rutilus tricolor* aus einem Quellsee zwischen Burdur und Antalya (Kirkgöz) zu *Ph. zeregi fahirae,* der *Rutilus atropatenus* aus einem Zufluß zur Kura in Aserbeidschan, UdSSR, zu *Ph. z. atropatenus* und *Rutilus sojuchbulagi* aus dem gleichen Gebiet zu *Ph. sojuchbulagi.* Andererseits wird ein bislang als zu *Poxinellus* gehörig betrachteter Fisch, nunmehr als *Acanthobrama callensis* eben der letzteren Gattung angefügt. Karaman scheint sich der monophyletischen Herkunft aller *Phoxinellus*-Arten nicht ganz sicher zu sein, denn er erörtert ausführlich die vielen Ähnlichkeiten, die zwischen *Leuciscus souffia* und der Art *Ph. pleurobipunctatus* bestehen. Sollten hier nachweislich engere verwandtschaftliche Beziehungen vorhanden sein, so müßte die Art *pleurobipunctatus* einem neuen Genus zugewiesen werden. Doch ist diese Problematik in unserer Betrachtung nur von untergeordneter Bedeutung. Hier ist nur wichtig, daß klein- oder zwergwüchsige Leuciscinae mit den Gattungen *Phoxinellus* (einschließlich einiger vorderasiatischer oder südeuropäischer *„Rutilus“)* und *Acanthobrama* eine beinahe ideale perimediterrane Verbreitung im Süßwasser aufweisen, und daß die große Mannigfaltigkeit dieser Formen sich zwischen Dalmatien, Ciskaspien, Anatolien und Palästina findet. Die Gattung *Leucalburnus* schließlich ist mit zwei Arten auf die Umgebung von Izmir und auf den Oberlauf der Kura beschränkt. Auch eine südeuropäische Untergattung von *Rutilus, Pachychilon,* ist hier anzuschließen, deren drei Arten auf der Balkanhalbinsel beheimatet sind. Besonders die mir bekannten Arten der Gattung *Phoxinellus* sensu Karaman bevorzugen ruhiges Wasser oder die Uferränder großer Seen, gehen selbst, wie im Salda Gölü in Westanatolien, während einer Wachstumsphase in das Wasser des Sees mit hohem Gehalt an Magnesiumcarbonat. Bedenkt man, daß die Besiedlung der Pyrenäenhalbinsel auf Süßwasserwegen des kontinentalen Europas für unsere Cypriniden schwierig gewesen sein muß, bietet die Annahme einer wenigstens teilweise durch ein ausgesüßtes mediterranes Becken erfolgten Wanderung erhebliche Vorteile.

Zusammenfassung

Die sogenannte perimediterrane Fauna primärer Süßwasserfische setzt sich, historisch gesehen, aus drei verschiedenen Herkünften zusammen: a) südostasiatischen Gattungen, wie z. B. *Tor,* b) westasiatischen, wie z. B. manchen *Barbus*-Arten, und c) aus „Alteuropäern“, die den Leuciscinae angehören. Für alle diese ihrer Herkunft nach sehr unterschiedlichen Cypriniden bot sich neben Süß-

wasserwegen im kontinentalen Europa und in Nordafrika auch die Möglichkeit der Ausbreitung mit Hilfe eines am Ende des Miozäns erfolgten Aussüßung des Mittelmeeres. Weitere, detaillierte Untersuchungen werden nötig sein, um den Umfang der Wanderung auf dem einen oder dem anderen der sich anbietenden Wanderungswege aus einem östlichen (kleinasiatischen oder anatolischen) Entwicklungszentrum zu überprüfen.

Literatur

Banarescu, P. (1968): Recent advances in teleost taxonomy and their implications on freshwater zoogeography. — Rev. Roum. Biol.-Zoologie, 13: 153—160.

Behnke, R. J. (1968): A new subgenus and species of trout from Southcentral Turkey. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 66: 1—15.

Berg, L. S. (1933): Übersicht über die Verbreitung der Süßwasserfische Europas. — Zoogeographica, 1: 107—203.

Bodenheimer, F. S. (1934): Contribution à l'étude de la zoogéographie des poissons du sud paléartique. — Bull. Soc. centr. d'aquiculture et de pêche. No. 4—6, Clermont (Oise).

Chaput, E. (1934): La position de la Turquie dans la structure géologique et physiographique de l'Europe. — C. R. ann. et arch. Soc. Turque Sc. Phys. et Nat., 1: 30—36.

Karaman, M. (1969): Süßwasserfische der Türkei. 7. Teil. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 66: 17—54.
— (1971): Revision der Barben Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 67: 125—154.
— (1972): Süßwasserfische der Türkei. 9. Teil. Revision einiger kleinwüchsiger Cypriniden-Gattungen (*Phoxinellus, Leucaspius, Acanthobrama* usw.) aus Südeuropa, Kleinasien, Vorderasien und Nordafrika. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 69: 115—155

Kosswig, C. (1943) Über Tethysrelikte in der türkischen Fauna. — C. r. Soc. Turque Sc. Phys. et Nat., 10: 31—46.
— (1950): Die Gattung *Tylognathus* in Vorderasien. — Neue Erg. u. Probl. d. Zoologie (Klatt-Festschr.): 406—415.
— (1952): Die Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische. — Hidrobiologi (Istanbul), Sér. B, 1: 85—101.
— (1955): Zoogegraphy of the Near East. — Syst. Zool., 4: 49—73 (96).
— (1956): Beitrag zur Faunengeschichte des Mittelmeeres. — Publ. Staz. Zool. Napoli, 28: 78—88.
— (1964): Bemerkungen zur Geschichte und zur Ökologie der Ichthyofauna Kleinasiens. — Zool. Anz., 1972: 1—15.
— (1965): Zur historischen Zoogeographie der Ichthyofauna im Süßwasser des südlichen Kleinasiens. — Zool. Jb., 92: 83—90.
— (1969): New contributions to the zoogeography of freshwater fish of Asia Minor, based on collections made between 1964—1967. — Israel Zool., 18: 249—254.

Kosswig, C., und F. Battalgil, (1942): Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische. — Rev. Fac. Sc. Istanbul, Sér. B., 7: 145—165.

Kuru, M. (1971): The freshwater fauna of Eastern Anatolia. — Rev. Fac. Sc. Istanbul, Sér. B, 36: 137—147.
— (1972): Rev. Fac. Sc. Istanbul, Sér. B, in press.

Ladiges, W. (1960): Süßwassserfische der Türkei I. Cyprinidae. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 58: 105—150.

Ruggieri, G. (1967): The Miocene and later evolution of the Mediterranean. Aspects of Tethyan biogeography. C. G. ADAMS and D. V. AGER, 283—290.

Steinitz, H. (1951): On the distribution and evolution of cyprinodontid fishes of the Mediterranean and the Near East. — Bonn. Zool. Beitr., 2: 113—124.

Verhoeff, K. W. (1941): Untersuchungen über die Fauna des Holägäum. — Zool. Anz., 135.

Villwock, W. (1972): Beitrag zur Kenntnis der Zahnentwicklung bei Zahnkarpfen der Tribus Aphaniini. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 68: 135—176.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Dr. C. Kosswig, 2 Hamburg 13, Papendamm 3 (Zool. Institut). Oder: Istanbul-Bebek, Inşirah Sok. 32.

Ergebnisse von Beringungen im Vogelparadies am Manyassee (Türkei)

Manyas gölünde yapilan halkalandirmalar hakkinda

Von

LEONORE KOSSWIG, Hamburg

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Özet: 1938 senesinde bir tesadüf eseri olarak keşf edilen ve o zamandanberi beynelmilel olarak taninan kuş cennetinde 1955 ile 1962 arasinda 12 kuş türüne ait 1 222 fert halkalandirilmiştir. Henüz ucamiyan yavrulara yuvalarinda Vogelwarte Radolfzell' e ait halkalar takilmişlar. Aralarinda 10 sene evvel halkalandirilmiş olanlar da vardir. Alaka çekeceği neticeler arasinda 1. kuşlarin defaten doğduklari bölgeye döndükleri ve 2. kaşikçi kuşlarindan kişi geçirmek üzere bazilarini Pakistan' an bazilarinin ise Sudaná gittikleri tesbit edilmiştir.

Als ich im April 1938 meinen Mann auf einer ichthyologischen Sammelreise an den Manyassee im Vilayet Balikesir begleitete, entdeckten wir zufällig ein in der Nähe des Dorfes Sigirci Atikköyü gelegenes Brutgebiet von Tausenden von Vögeln. Bis zu der Übernahme des von uns als Vogelparadies (türkisch kuş cenneti) bezeichneten einzigartigen Platzes durch den Staat als Nationalpark wurde im Rahmen des Möglichen von uns für die Erhaltung und Erweiterung des Vogelparadieses gesorgt. Im Rahmen dieser Arbeit erwuchs die Möglichkeit, Nestjunge verschiedener im Vogelparadies brütender Arten zu beringen. Hierfür erbaten wir die Unterstützung der Vogelwarte Radolfzell, die entsprechende Ringe zur Verfügung stellte. In Anbetracht der hervorragend funktionierenden internationalen Zusammenarbeit der Vogelwarten aller Kulturländer erschien dies aussichtsreicher als private Initiative allein. Die letzten Beringungen wurden vor 10 Jahren durchgeführt, und da inzwischen bereits seit längerer Zeit keine Rückmeldungen mehr erfolgten, darf der Versuch als abgeschlossen gelten, so daß eine zusammenfassende Darstellung der wesentlichen Ergebnisse gerechtfertigt erscheint. Die Nestjungen wurden vorsichtig aus dem Nest in einem Korb abgeseilt, am Boden beringt und wieder in ihr Nest zurück gehievt, in dem brüchigen und schwankenden Geäst der Weidenbäume eine manchmal mühsame Arbeit. Entsprechend wurde mit Jungstörchen verfahren, die auf den Dächern der Bauernhäuser das Licht der Welt erblickt hatten.

In den dreimonatlichen Brutperioden der Jahre 1955—1962 wurden folgende Vögel beringt:

414	Löffler	*(Platalea leucorodia)*	kaşikci
137	Störche	*(Ciconia ciconia)*	leylek
78	Kormorane	*(Phalacrocorax carbo)*	karabatak
80	Purpurreiher	*(Ardea purpurea)*	erguvani balikcil
123	Seidenreiher	*(Egretta garzetta)*	küçük beyaz balikcil
12	Graureiher	*(Ardea cinerea)*	gri balikcil
149	Rallenreiher	*(Ardeola ralloides)*	alaca balikcil
165	Nachtreiher	*(Nycticorax nycticorax)*	gece balikcili
53	Blauracken	*(Coracias garrulus)*	mavi karga
8	Braune Sichler	*(Plegadis falcinellus)*	çeltik kargasi
1	Graugans	*(Anser anser)*	yabanî kaz
2	Wiedehopfe	*(Upupa epops)*	hüt hüt kuşu
1 222			

Von diesen Ringvögeln wurden bislang 43 an die Vogelwarte in Radolfzell zurückgemeldet, also 3,5 %, eine Rückmeldungsziffer, die etwas unter der normalen von 4,3—4,5 % liegt, vielleicht deshalb, weil in diese Gesamtberechnung auch kleinere Vogelarten mit einbezogen wurden, von denen keine Rückmeldungen vorliegen (Rallenreiher, Blauracken und Sichler).

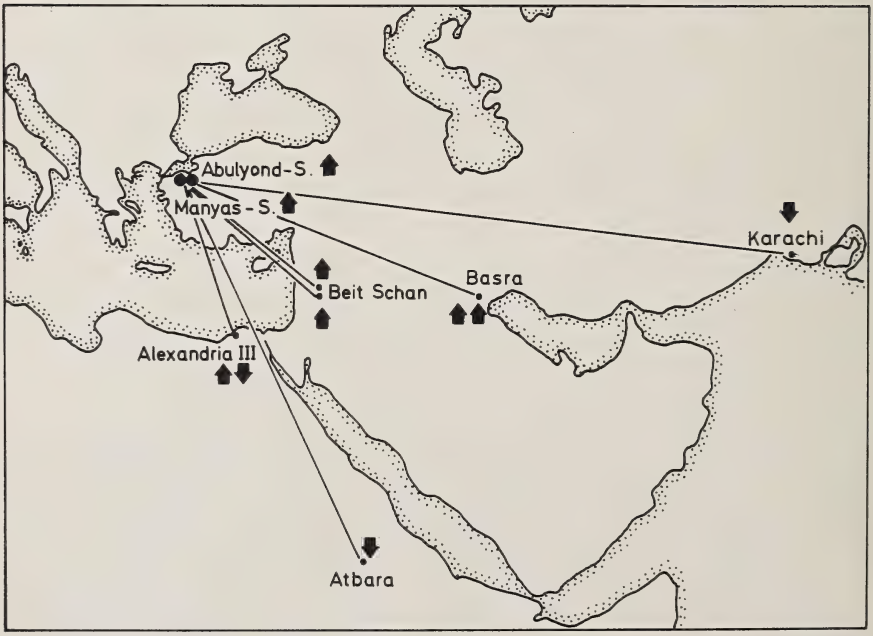
Der Ausfall an Rückmeldungen der genannten Arten ist zum Teil durch das Verhalten dieser Vögel zu erklären, denn sie sind überwiegend sehr scheue Einzelwanderer. Wenn man die anderen Arten auf den Prozentsatz ihrer Rückmeldungen prüft, so ergibt sich in den meisten Fällen das erwartete Verhältnis von Beringungszahl und Rückmeldung, ja, einige Arten überschreiten dabei sogar den erwarteten Prozentsatz. Darunter zeichnen sich besonders die Löffler aus, die wegen ihrer Größe und ihres sehr schönen Aussehens ein beliebtes Ziel von Sportjägern sind. Von den 414 beringten Exemplaren wurden 25 zurückgemeldet, das entspricht einem Satz von ca. 6 %, der die erwartete Norm überschreitet.

Aus 3 Funden von Jungvögeln, die drei Monate nach ihrer Beringung in der Umgebung des Manyassees (Abulyontsee und Kisiksa) rückgemeldet wurden, ist zu ersehen, daß die Vögel noch einige Zeit, nachdem sie flügge wurden, in der Umgebung ihrer Schlüpfheimat herumstreichen, ehe sie die große Wanderung nach dem Süden antreten. Weitere Meldungen erfolgten aus Adana, Baghdad, Basra und Karachi einerseits, Israel, dem Nildelta und dem Sudan andererseits; das heißt, daß die Löffler ihren Wanderweg über Anatolien zunächst gemeinsam verfolgen, um sich dann auf syrischem Gebiet in zwei Gruppen aufzulösen. Die eine Gruppe folgt den Flußläufen im Irak über Baghdad und Basra (Shat-el-arab) und läßt sich den Meldungen entsprechend bis nach Karachi verfolgen, während die andere Gruppe über Israel und das Nildelta bis in den Sudan zieht. Ob dieser ihr Endziel ist oder ob sie dann weiterhin nach Süden wandern, ließ sich bisher nicht feststellen.

Diese eindeutige Trennung der Wanderwege der Löffler aus der gleichen Heimat, dem Vogelparadies, mit den Endzielen Karachi und Sudan, ist ein sehr schönes und unerwartetes Beringungsergebnis.

Nicht nur über die Richtung der Wanderwege, sondern auch über die Zeit, die die Vögel sich dabei lassen, und über ihr Alter, geben die Rückmeldungen Aufschluß. Ein Löffler (B 52 451), der im Mai als Nestjunges im Vogelparadies beringt wurde, war bereits im Oktober des gleichen Jahres im Sudan angekommen, wo er erlegt wurde. Ein anderer Löffler (B 52 047) wurde im gleichen Alter in Karachi geschossen, während ein Löffler von 5 Jahren (B 52 042) erst im November aus Adana gemeldet wurde. Wenn man den Aufbruch der Vögel aus dem Vogelparadies im Durchschnitt auf auf Anfang August legt, so hatte sich das alte Tier für den Weg bis Adana 4 Monate Zeit gelassen, während seine um 5 Jahre jüngeren Artgenossen bereits in 2½ Monaten im Sudan und in 3½ Monaten in Karachi waren.

Aus den Monatsangaben bei den Wiederfunden lassen sich leicht drei Gruppen unter den Löfflern unterscheiden, die sich in verschiedenen Stadien ihrer Wanderung befinden. In die erste Gruppe fallen die eben besprochenen Individuen, die im Herbst auf dem Weg in ihr südliches Win-



Rückfunde von Löfflern, die als Jungvögel am Manyassee beringt worden sind terquartier oder daselbst aufgefunden wurden. In die zweite Gruppe fallen sieben Vögel, die von Januar bis Juni in Basra, Israel und dem Nildelta geschossen wurden. Da diese Tiere alle einjährig waren und die Rückkehr der Löffler in die Brutheimat normalerweise in den Monaten Februar und März erfolgt, muß man schließen, daß die Tiere, die im März in Basra (B 52 274) und Israel (B 52 536) und im Juni im Nildelta (B 52 568) auf die Heimkehr verzichtet hatten, um in diesen Gegenden weiter herumzustreichen — also einjährige — noch nicht zum Brüten gekommen waren. Für die einjährigen Ringträger, die im Januar in Basra (B 52 276), im Februar in Israel (B 52 328) und wiederum im Februar in Alexandrien (B 52 566) aufgefunden wurden, ist es nicht sicher, ob sie sich auf der Heimreise befanden oder noch nicht zur Brut geschritten wären. In die dritte Gruppe der Wiederfunde gehören mehrjährige Tiere, die alle in der Umgebung des Manyassees gefunden wurden. Darunter:

1 5jähriger Löffler (B 52 601) bei Gönen, April
1 8jähriger Storch (B 53 536) bei Bandirma, April
1 9jähriger Nachtreiher (C 13 788) im Vogelparadies, Januar
2 10jährige Löffler (B 52 551) und (B 52 594) bei Bursa, Januar.

Die ersten beiden wurden im April, die drei letzteren im Januar geschossen, damit können diese Funde als ein Beweis für die Heimattreue der Löffler aufgefaßt werden. Ein vierjähriger Löffler (B 52 693) wurde im März in Pazarcik (Bulgarien) erlegt; man kann wohl annehmen, daß er sich noch in seine Heimat zurückgefunden hätte, falls er sich nicht schon früher einer Brutkolonie im Donaudelta angeschlossen haben sollte.

Von 78 beringten Kormoranen wurden 9 zurückgemeldet, was einem Satz von fast 11,5 % entspricht. Aus den Wiederfunden, die alle aus Westanatolien stammen und den verschiedensten Jahreszeiten angehören, geht, wie es schon allgemein bekannt ist, wiederum hervor, daß die Kormorane keine Wanderungen in die Weite unternehmen, sondern sich als Strichvögel das ganze Jahr über in der weiteren Umgebung ihrer Heimat aufhalten. Diese Grenze überschreitet nur ein einziges Tier (B 52 636), das im Alter von drei Monaten in Konstanza (Rumänien) geschossen wurde.

Im Dorfe Sigirci, in dessen Nachbarschaft sich das Vogelparadies befindet, wurden 137 Störche beringt, von denen nur drei zurückgemeldet wurden. Davon wurde ein einjähriger (B 52 852) im November im Sudan geschossen, ein anderer ebenfalls einjährig (B 52 602) im April im Libanon, und ein achtjähriger Storch (B 52 536) wurde krank in Bandirma, nahe dem Vogelparadies, gefunden und dort gepflegt.

Von den Störchen ist die Heimattreue ebenso bekannt wie die Tatsache, daß sie in den ersten beiden Lebensjahren herumstreichen und selten schon im 3., normalerweise aber erst im 4. Lebensjahr zum Brüten kommen.

Sechs Purpurreiher wurden von 80 Ringträgern zurückgemeldet; sie entsprechen damit einer Rückmeldungsrate von ca. 7,5 %. Aus den Fundorten ist zu folgern, daß die Tiere nicht eindeutig in eine Himmelsrichtung ziehen, sondern ihren Weg nach Süden und Osten nehmen. Zwei Jahre nach seiner Beringung wurde ein Tier (C 13 734) in Pazarcik (Bulgarien), ebenfalls ein zweijähriges Tier (C 13 720) in Krasnodar (Nordkaukasus), ein zweijähriger Vogel (C 13 748) in Ägypten und ein vierjähriger (C 13 776) im Kreise Kobuleti (Rußland) gemeldet.

Von 165 beringten Nachtreihern wurden bisher 4 Exemplare zurückgemeldet:

1 immat. (C 17 083) am Manyassee
2 einjährige (C 17 023) in Krasnodar, Nordkaukasus und (C 17 075) bei Beyşehir (Vilayet Konya)
1 neunjähriger (C 13 788) bei Bandirma (Vilayet Balikesir);
von 123 beringten Seidenreihern 2:
1 einjähriger (D 11 887) aus Sizilien
1 zweijähriger (D 7 660) aus dem Vogelparadies.

Weitere Beringungen, die noch keine Rückmeldungen erfuhren, erfolgten an 53 Blauracken, 149 Rallenreihern, 2 Wiedehopfen, 12 Fischreihern und 8 Sichlern sowie an einer Graugans.

Zu den Resultaten, die durch Beringungen im Vogelparadies erhalten wurden, muß noch gesagt werden, daß sie nur als Teilergebnisse anzusehen sind, die erst unter Berücksichtigung von Beringungen, die in anderen Ländern ausgeführt wurden, voll ausgewertet werden können.

Anschrift der Verfasserin:
Leonore Koßwig, Istanbul-Bebek, Inşirah S. 32.

Neue Beobachtungen über die Verbreitung des kleinasiatischen Leoparden *(Panthera pardus tulliana)* in der Türkei

Von

TURHAN BAYTOP

(Pharmazeutische Fakultät, Universität Istanbul)

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Es ist anzunehmen, daß der kleinasiatische Leopard *(Panthera pardus tulliana),* der heute noch mit großer Seltenheit in den Gebirgen der Türkei angetroffen wird, in diesem Gebiet seit langen Zeiten beheimatet ist. In der Zeit zwischen 1961 und 1963 wurde durch J. Mellaart bei Ausgrabungen in der Umgebung von Konya eine der ältesten Städte der Welt entdeckt. An der Wand eines Heiligtums von Çatal Höyük befindet sich das Relief eines Panthers; daraus geht hervor, daß seine kleinasiatische Rasse bereits seit 6000 v. Z. bekannt ist!

Der in der Türkei endemische kleinasiatische Panther wurde bezüglich seiner Verbreitung durch H. Kumerloeve (1956—1967) ausführlich behandelt. Nach diesen Forschungen lebt die Rasse *tulliana* im ägäischen Gebiet, bei Adana, in der Region des Euphrat sowie in den Bergen südlich des Vansees. Alle Funde aus den letzten Jahren beziehen sich auf das ägäische Gebiet sowie in einem Falle auf Nordanatolien (Bolu, vgl. Kumerloeve 1971), dagegen gibt es keine Berichte über das Vorkommen des Panthers in Ostanatolien.

Bei meinen Reisen in den Ostgebieten der Türkei, deren Ziel das Sammeln von Pflanzen für eine „Flora der Türkei" war, konnte ich von dort zwei Felle des kleinasiatischen Panthers erwerben. Die wesentlichen Merkmale beider Felle sind aus der untenstehenden Zusammenstellung zu entnehmen.

	Fell 1	Fell 2
Geschlecht:	♂	♀
Herkunft:	Kars, Umgebung des Dorfes Karakale	Ararat (Ağri daği)
Datum:	12. Mai 1970	April 1972
Jäger:	Mevlut Büyükbaş	ein Oberleutnant
Kopf-Rumpflänge:	125 cm	130 cm
Schwanzlänge:	85 cm	80 cm

Auf Grund der vorliegenden Felle und sonstiger Beobachtungen ist es somit sichergestellt, daß der kleinasiatische Panther nicht allein im ägäischen Gebiet heute noch lebt, sondern auch im türkischen Osten, in den Provinzen Kars und Ağri.

Küçükasya Parsi *(Panthera pardus tulliana)* nin Türkiyedeki yayilisina ait yeni müsahedeler

Türkiye dağlarinda halen nadiren rastlanmakta olan Küçükasya parsi'nin bu bölgede pek eski devirlerden beri yaşadiği tahmin edilmektedir. 1961—63 yillarinda J. Mellaart tarafindan Konya civarinda yapilan kazilar sonunda meydana cikartilan ve dünyanin ilk şehirlerinden biri olarak kabul edilen Çatal Höyük şehrindeki bir mabedin duvarlarinda bulunan pars kabartmalarina göre bu irk hic olmassa M. Ö. 6000 yillarindan beri Küçükasyada taninmaktadir.

Türkiye için endemik olan Küçükasya parsinin yayilişi hakkinda H. Kumerloeve'nin etrafli araştirmalari bulunmaktadir. Bu araştirmalara göre bu irk Ege bölgesi, Adana bölgesi, Firat bölgesi ve Van gölünün güneyindeki dağlarda yaşamaktadir. Son senelerde yapilan müşahedeler hemen hemen yalniz Ege bölgesinde yakalanan veya vurulan hayvanlara aittir. Doğu bölgesi ile alâkali yeni bir tespit bulunmaktadir.

„Türkiye florasi" için bitki numuneleri toplamak gayesiyle 1970—72 yillarinda Türkiyenin doğu bölgelerinde yaptiğimiz geziler esnasinda bu bölgede vurulmuş iki Küçükasya parsinin postunu elde etmemiz mümkün oldu. Halen şahsi koleksiyonumuzda bulunan bu iki posta ait özellikler aşağiya çikartilmiştir.

	Post 1	Post 2
Cinsiyet:	erkek	dişi
Vurulduğu yer:	Kars, Karakale köyü civari	Ağri daği
Tarih:	12 Mayis 1970	Nisan 1972
Vuran:	Mevlut Büyükbaş	bir üsteğmen
Baş ve gövde uzunluğu:	125 cm	130 cm
Kuyruk uzunluğu	85 cm	80 cm

Yukaridaki postlara ve yapilan müşahedelere göre Küçükasya parsi halen yalniz Türkiyenin Ege bölgesinde değil, Doğu Türkiyenin Kars ve Ağri bölgelerinde de yaşamaktadir.

Literatur

Kumerloeve, H. (1956 a) Zur Verbreitung des Leoparden *(Panthera pardus* L.) in Anatolien. Zool. Garten, NF, Leipzig 22: 154—162

Kumerloeve, H. (1956 b): Pars, *Panthera (Felis) pardus* (L.), nin Anadoludaki yayilişi hakkinda. Türk Biol. Dergisi, Istanbul 6: 101—105

Kumerloeve, H. (1967): Zur Verbreitung kleinasiatischer Raub- und Huftiere sowie einiger Großnager. Säugetierk. Mitt. 15: 337—409

Kumerloeve, H. (1971): Vom Stand des Vorkommens von *Panthera pardus tulliana* Valenciennes 1856 in Kleinasien. Mit Hinweisen auf Syrien und andere Nachbargebiete. Zool. Garten, NF, Leipzig 40: 4—22

Melaart, J. (1971): Çatal Höyük, une des premières cités du monde. — 119 Lib. J. Tallandier

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. T. Baytop, Faculté de Pharmacie, Université Istanbul, Türkei.

Some comparative features of the skulls of Wolves (*Canis lupus* Linn.) and Pariah Dogs (*Canis familiaris* Linn.) from the Arabian Peninsula and neighbouring lands

By

DAVID L. HARRISON, Sevenoaks

Dedicated to Dr. H. Kumerloeve on the event of his seventieth birthday

Summary

A series of crania of Pariah Dogs *(Canis familiaris)* from the Batinah Coast of Oman are compared with the available material of *Canis lupus arabs* and *Canis lupus pallipes* from Arabia and neighbouring lands. Although the teeth of the wolves average larger, the only consistent difference is in the size of the tympanic bullae. The differences that have evolved between the skulls of larger domesticated dogs and wolves during some 7—8,000 years in the Middle East are thus comparatively slight.

Zusammenfassung

Beim Vergleich einer Schädelserie des Pariahundes von der Batinah-Küste Omans mit Schädelmaterial von *Canis lupus arabs* und *Canis lupus pallipes* aus verschiedenen Teilen Arabiens und benachbarten Gebieten ergab sich: Abgesehen davon, daß beim Wolf die Zähne durchschnittlich größer sind, zeigt sich nur in der Form der Bullae tympanicae ein auffälliger Unterschied. Er wird im einzelnen beschrieben. Demnach haben sich im Mittleren Orient im Verlauf von etwa 7000 bis 8000 Jahren im Schädelbau der größeren domestizierten Hunde einerseits und des Wolfes anderseits nur relativ begrenzte Verschiedenheiten herausgebildet.

In the Arabian Peninsula, the races of the Wolf *(Canis lupus)* are smaller than in northern Eurasia and in consequence difficulty has been experienced by mammalogists in distinguishing them from the larger varieties of domestic dog *(C. familiaris)* found in the region. As noted by Lawrence (1956) this difficulty is particularly marked when cranial material alone is available for determination. Although there has been some doubt in the past regarding the racial determination of Arabian wolves it now seems clear (Harrison, 1968) that a larger race, *C. l. pallipes* Sykes, 1831, occurs in Iraq and intergrades in Kuwait and northern Arabia with the smaller *C. l. arabs* of the southern and eastern Arabian Peninsula, many individuals of which have in fact smaller skulls than those of large Arabian Pariah Dogs *(C. familiaris).*

One of the main difficulties in the past in the determination of doubtful Canid skulls in Arabia has been the virtual absence of authentic material of Pariah Dog crania from the region. This difficulty has been to some extent overcome by the recent acquisition of a series of Pariah skulls from

Oman, mainly from the Batinah Coast. I have already commented briefly on this material in the Harrison Zoological Museum (Harrison loc. cit. p. 205) noting that the whole series of *C. familiaris* skulls available from Oman can be readily distinguished from all the *C. l. arabs* skulls from the same region by means of the striking difference in size of the tympanic bullae, while the relatively larger teeth of the wolf are also generally helpful.

It has seemed useful here to examine this new Arabian Canid material in greater detail, in view of the particular difficulties experienced by Lawrence (loc. cit.) in the hope of drawing some conclusions that may be helpful to Arabian mammalogists and archaeologists confronted with the same problem in the future.

Lawrence (loc. cit.) listed the cranial characters customarily found reliable in separating the northern races of *lupus* from *familiaris*. Those most widespread and typical of dog are:

1. An elevated forehead and accompanying changes in shape of the orbit.
2. Small teeth, which do not increase in size with the increased palatal length found in large dogs.
3. A tendency to flattening of the tympanic bullae, which are thick-walled.

Lawrence (loc. cit.) found a bewildering variability in these characters in the Canid material from Iraq examined by her, noting that "the typical combinations of characters that are usually diagnostic of either group often do not occur here. That is to say, in a single skull a wolf-like development of one feature may be balanced by a dog-like development of another, so that the evidence instead of being cumulative may point in different directions." The Canid material now available to me from the Arabian Peninsula and neighbouring countries, which has been included in this study, is listed below.

Material Studied

Canis lupus pallipes

B M 44.80 Basra, Iraq
B M 35.1.14.1 Tanumah, Iraq
H Z M 8.6133 Main Kaleh Peninsula, Iran.
B M 11.7.26.1 Smyrna, Asia Minor

Canis lupus arabs

B M 97.1.14.4. Nr. Muscat, Oman
B M 34.8.4.12. Ain, Dhufar, Oman (type)
H Z M 1.3902 Jebel Hafit, Oman
H Z M 2.3903 Saham, Batinah Coast
H Z M 5.4416 Nizwa, Oman
H Z M 7. 4885 Fizz, Oman
B M 48.367 Buraida, Saudi Arabia
B M 24.8.13.1 N. of Lahej, S. Yemen
B M 95.19.8.1 Aden
B M 99.11.6.36 Lahej
B M 39.896 Kuwait
B M 46.890 Kuwait
B M 39.895 Kuwait
B M 48.368 „Arabia"
B M 91.2.5.1 Muscat, Oman.

Canis familiaris

H Z M 4.3956 N. of Mahab, Oman.
H Z M 6.4957 Nr. Sohar, Batinah
H Z M 7.5171 Salan, Batinah
H Z M 4.4610 Sohar, Batinah
H Z M 2.4542 Sohar, Batinah
H Z M 1.4541 Sohar, Batinah
H Z M 3.4543 Ibri, Oman.
H Z M 5.4611 Sohar, Oman
B M D 96 Constantinople, Turkey

The cranial measurements taken for this study (see Table I), and the methods by which they have been taken are listed below, together with the abbreviations employed in Table I.

Greatest Length (Gt L): The greatest antero-posterior diameter of the skull, taken from the most projecting point at each extremity.

Condylobasal Length (CBL): From the exoccipital condyle to the anterior extremity of the premaxillary (at the alveolar margin of the most forwardly projecting upper incisor tooth.

Zygomatic Width (ZB): The greatest width of the skull across the zygomatic arches.

Breadth of the Braincase (BB): The width of the braincase at the posterior roots of the zygomatic arches.

Interorbital Constriction (IC): The narrowest width across the interorbital region.

Maxillary Cheekteeth ($C\text{-}M^2$): From the front of the upper canine to the back of the second molar.

TABLE I

Cranial measurements (mm.)

COLL AND NO.	Gt L	CBL	ZB	BB	IC	$C\text{-}M^2$	BOW	PZW	TB	LC	WM^1
Canis lupus pallipes											
BM 44.80	237	211.5	133	70.6	44	93.6	18	75.6	28	23.2	17.7
BM 35.1.14.1	238	214	119	63.7	36	97	13.4	71.3	27.5	24.8	18.1
HZM 8.6133	242	223.5	139.4	75.2	46.9	—	16.6	78.7	30.6	25.4	20
BM 11.7.26.1	223.2	210.6	118	72.1	41.2	93.6	15.8	71.9	26.7	23.2	18.9
Canis lupus arabs											
BM 97.1.14.4	192	—	106	59.2	35.5	84	—	59.9	—	22	18.2
BM 34.8.4.12	198.8	181.8	107.8	58.5	33.8	85.4	13.5	61.4	23.9	20.7	17.1
HZM 1.3902	208	198	109	65.4	36.8	91.7	13.8	64.9	24	—	—
HZM 2.3903	189.9	—	101.3	58.6	35	82.3	—	58.2	—	20.5	17.2
HZM 5.4416	187	174	90.2	58.1	31.1	83.3	12.4	59.3	22.8	22.2	18.1
HZM 7.4885	184.5	169	91.1	60.2	31.6	81.2	12.4	60.2	23.7	19.6	17.2
BM 48.367	208	190.2	107	61	35.8	87	13.9	64.2	24.4	21.7	17.1
BM 24.8.13.1	199	—	—	—	35.8	82.3	—	—	—	22.2	17.9
BM 95.10.8.1	207	189	104.7	57.6	34.5	86	13.3	59.2	22.5	22.5	18.0
BM 99.11.6.36	202	184	100	58	31.8	84.3	12.2	61.7	22.5	21.7	17.8
BM 39.896	201	188.9	115.5	63.2	36.6	86.6	11.7	65.5	27	21	18.2
BM 46.890	216	194	109	61.2	40.3	89	9.3	62.2	28.1	22	17.3
BM 39.895	220	206	130	65.8	44.2	93	12.2	68.1	28.4	21.8	18.6
BM 48.368	205.4	192.6	106.2	61.3	40	90.6	11.3	62.6	25.7	22.9	17.3
BM 91.2.5.1	193	182.2	96.2	61.1	33.2	85.2	12.8	62.4	23.6	21.7	18.5
Cranis familiaris											
HZM 4.3957	190	177	102.7	60.2	39.1	79.8	15.6	61.2	21.4	19.7	16.8
HZM 6.4957	185.5	170.8	96.6	60.9	—	79.5	16.5	61.9	21.4	18.5	16.9
HZM 7.5171	208.4	193	109.3	63	42.3	87	18.3	66.6	24.4	20.8	17.7
HZM 4.4610	198.3	179.3	—	59.2	36.1	81.1	16.6	60.9	21.9	18.2	15.9
HZM 2.4542	190.9	178.2	93.5	58.2	36.8	—	16.0	60.9	20.5	18.8	16.2
HZM 1.4541	192.2	181.2	98.1	63.4	35	—	18.1	69.5	22.3	19.7	16.4
HZM 3.4543	201.8	188	—	62.2	37.2	84.3	—	62.8	—	19.3	15.9
HZM 5.4611	200.8	181.1	99.7	63.1	37	85.3	18.2	64.2	20.4	19.5	17.2
BM D 96	194.2	181.2	106.6	62.3	33.8	78	19.5	64.9	23.2	18	16

Width of Tympanic Bulla (TB): The greatest width of the bulla, from the posterior margin of the meatus to the suture between the bulla and the basioccipital.

Basioccipital Width (BOW): The narrowest width of the basioccipital between the bullae, measured from the sutures between the basioccipital abd the bullae.

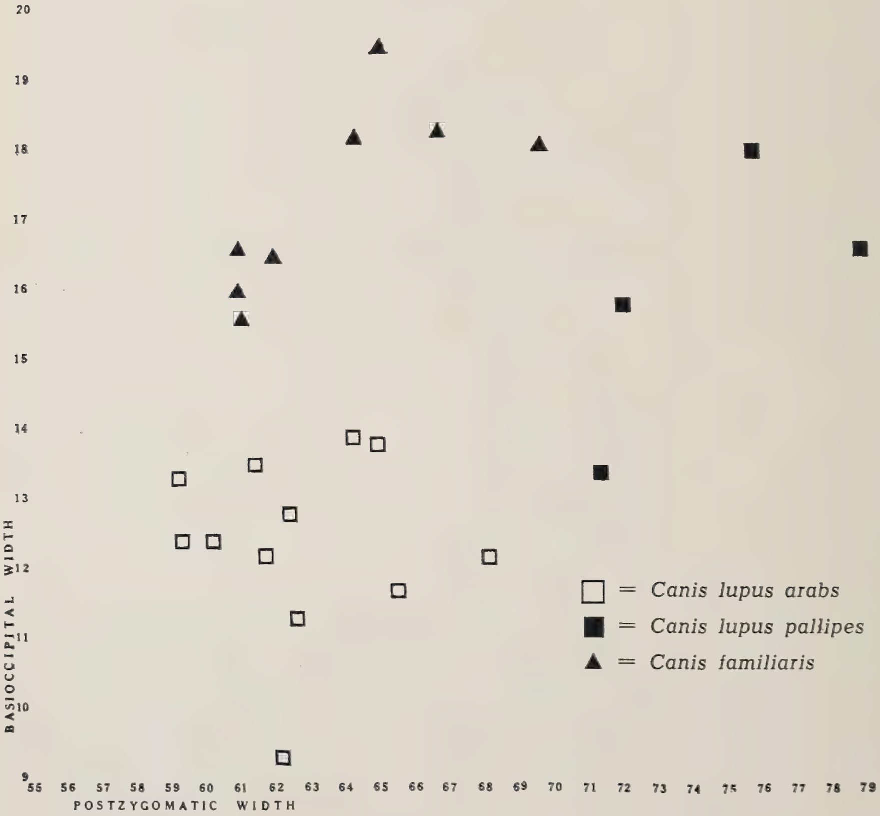
Post-Zygomatic Width (PZW): The width of the braincase taken across the squamosal ridges behind the zygomatic arches, at the level of the auditory meati.

Length of Upper Carnassial (LC): From the front of the crown antero-internally to the most posterior point of the crown.

Width of m^1 (WM^1): Taken from the centre of the crown medially to its widest point outside the paracone laterally.

Examination of the distinguishing characters listed by Lawrence in these Middle Eastern Canids gives some interesting conclusions.

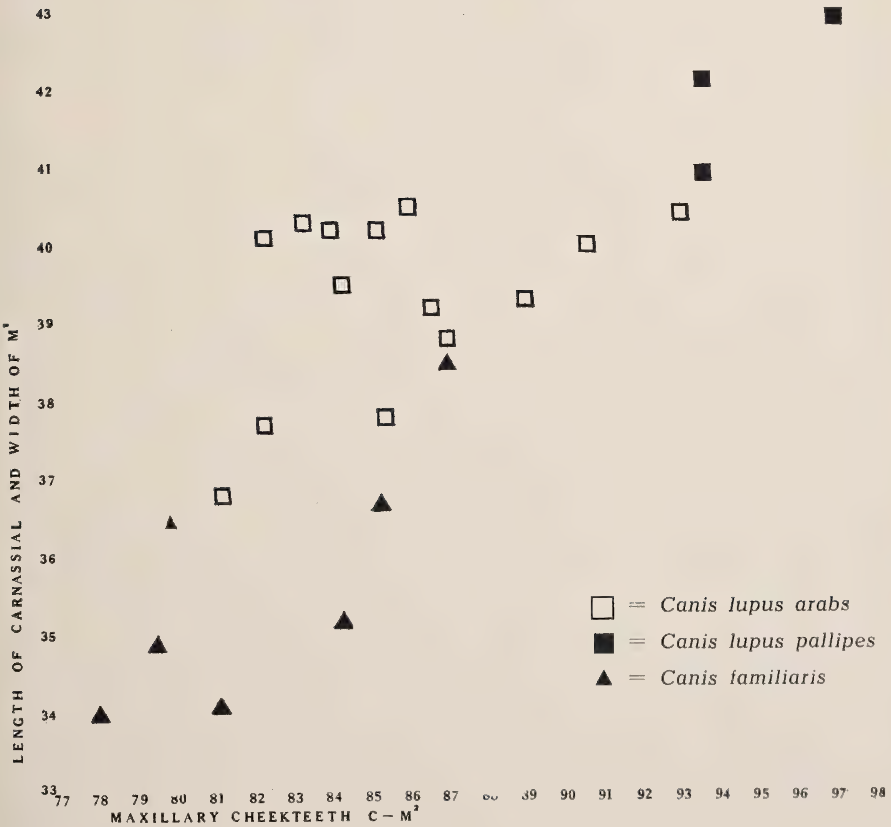
Fig. 1. Scatter diagram. Basioccipital Width plotted against Postzygomatic Width.



The height of the forehead and profile of the braincase are extremely variable in the two groups, and although it is in general true that wolves tend to be "low-browed" and dogs "high-browed", there is certainly a good deal of overlap between the two groups, nor is there any distinctive feature in the orbital shape of the two groups. The braincase profile is, of course, much affected by age, and it is the adult wolves that show a rather characteristic combination of low brow, with heavy development of the sagittal crest, producing an almost horizontal braincase profile. The angle formed between the preorbital frontal plane and the basifacial axis varies from 32°—38° (average 34°) in these wolves, while in the dogs it varies from 36°—40° (average 37°).

A similar situation exists in respect of the size of the teeth, which are generally strikingly larger in wolves than in dogs, especially when the

Fig. 2. Scatter diagram. Length of Carnassial and width of m^1 plotted against maxillary cheekteeth c—m^2.



upper carnassials and first molars are compared. However, when a scatter diagram is prepared, in which the combined greatest length of the upper carnassial and greatest width of the first molar are plotted against the length of the upper toothrow (C-M^2) as in Fig. 2, it becomes clear that even this time-honoured distinction between dogs and wolves is not absolute, a narrow but definite zone of overlap existing between the two groups.

It is interesting however that in this Middle Eastern material at least all available wolf skulls may be readily distinguished from the pariah dog series by the relative size and inflation of the tympanic bullae, which are strikingly larger in the wolves. Associated with this there is a marked narrowing of the basioccipital between the bullae.

The clear distinction is demonstrated in the scatter diagram (Fig. 1) in which the basioccipital width between the bullae is plotted against the post-zygomatic width (i. e. the width of the braincase opposite the bullae). This figure also shows that this distinction is equally valid for the larger *C. l. pallipes* of northern Arabia, Persia and Asia Minor, as it is for the smaller *C. l. arabs*. This difference in bulla size and inflation is even clearly apparent in a very young *C. l. arabs* (HZM 6.4612) in which the permanent dentition had not yet erupted.

It only remains to state that there appears to be no other reliable cranial distinction between the skulls of these Middle Eastern Canids. In view of the comparatively recent domestication in dogs, (Lawrence, 1967, 1968, reports *C. familiaris* remains with a Carbon 14 dating of 8,400 B. C. in Idaho and in South Central Turkey dating from about 7,000 B. C. and even as long ago as 10th millennium B. C.), now generally agreed to have arisen from one or more of the races of *Canis lupus*, it is hardly to be expected that any absolutely distinctive differences between skulls of wolves and dogs will be found, especially on a world-wide basis. It is, however, of interest to find that in the Arabian Peninsula at least the difference in size of the tympanic bullae is a more clearly demonstrable difference than the relative size of the teeth, which has formerly been considered the most reliable distinction. It is tempting to speculate that the enlarged bullae in Arabian wolves may be correlated with their generally solitary hunting habits and the need to hear each other's cries over great distances. A similar explanation has been proposed for the enlarged bullae of desert rodents.

Berry (1969) has pointed out the possible fallacies in assuming domestication in archaeological material, and certainly this study indicates that extreme difficulty may be encountered in distinguishing wolf from dog skulls from archaeological sites in the Middle East, as has indeed been found by Lawrence (1956). More material is needed, especially of Middle Eastern Dogs, to test the reliability of this difference in bulla size, which, taken in conjunction with the generally larger teeth, appears to be the only means of distinguishing Arabian dog and wolf skulls.

Acknowledgements: The author is much indebted to Lt. Col. C. Seton-Browne, who has obtained invaluable material of Canids from Oman to facilitate this study, other specimens were obtained from Persia by Dr. J. G. Harrison, and from Arabia by Major Mark Legg.

References

Berry, R. J. (1969): The genetical implications of domestication in animals. In P. J. Ucko and G. W. Dimbleby. The domestication and exploitation of plants and animals. — Duckworth Pub., London.

Harrison, D. L. (1968): The Mammals of Arabia, Vol. 2. Carnivora, Hyracoidea, Artiodactyla. — Benn, London.

Lawrence, B. in Field, H. (1956): An Anthropological Reconnaissance in the Near East, 1950. Appendix E. Cave Fauna. — Papers Peabody Museum 48: 2, 80—81.

Lawrence, B. (1967): Early domestic dogs. — Z. Säugetierk. 32: 1; 44—59.

— (1968): Antiquity of Large Dogs in North America. — Tebiwa 11: 2; 43—49.

Anschrift des Verfassers: David L. Harrison, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, St. Botolph's Road, Sevenoaks, Kent, England.

Geier und Mensch
mit Deutung archäologischer Funde in Kleinasien

Von

ERNST SCHÜZ und CLAUS KÖNIG

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Alte Welt

I

So auffallende, so große Vögel wie Geier mußten beim Menschen zu einer gewissen Bedeutung kommen. Kein Wunder, daß sie bei den alten Griechen und Römern „Auguralvögel ersten Ranges" waren (Hopf 1888, Keller 1913).

Geier können nur dort leben, wo größere Tiere als Aas anfallen. Sie erfüllen hiermit im Naturhaushalt, wie man so sagt, die Aufgabe einer Gesundheitspolizei. Wo es Reichtum an Kadavern gibt, pflegen sich die Geier zu verdichten. Man findet darüber anschauliche Schilderungen, schon im Altertum (Hopf 1888), ferner bei J. Bruce (deutsch 1791): Die abessinischen Heere ließen damals nichts Lebendiges hinter sich. Nach den Kampfhandlungen blieben Feind und Freund, Lasttier und Schlachttier einfach liegen, Beute für die Greifvögel (und Raben). „Wenn die Armee auf dem Marsch ist, formieren sie ein dichtes Dach über derselben, das sich auf einige Meilen weit erstreckt, und wenn die Armee in das Lager rückt, so ist der Boden, soweit das Auge reicht, ganz von ihnen bedeckt . . ." (Weitere Zitate siehe Schüz 1966). Selbst im Weltkrieg (Oktober 1944) stellte sich im Frontgebiet der Niederlande ein Flug von 6 Gänsegeiern an totem Vieh ein (Knippenberg 1962, Oomen 1968 b).

Geier wurden schon in der Frühzeit mit Kriegführung in Zusammenhang gebracht, so in Iran und Mesopotamien. Ein frühestes Beispiel ist die „Geierstele", die um die Mitte des 3. Jahrtausends v. Chr. Eannatum als Siegeszeichen zwischen Lagas und Umma errichtet hat; die Leichen gefallener Feinde werden von Geiern zerhackt (so die Deutung der Archäologen; Moortgat 1967). Auch der Stein von Susa des Sargon I. (rd. 2300 v. Chr.) behandelt eine Geiermahlzeit an Kriegsopfern. Auf einem Silberblech aus dem 12. Jh. v. Chr. stehen oberhalb zweier marschierender Krieger zwei Geier großen Formats symmetrisch zueinander, die Schnäbel auf das Haupt einer gefallenen *Gazella subgutturosa* senkend. Dasselbe zeigt ein Goldbecher von Marlik-Tepe (bei Nesfi in Gilan am Kaspischen

Meer, Wende des II. zum I. Jahrtausend v. Chr.), ferner, entsprechend kleiner, ein kassitisches Rollsiegel und ein solches aus Assur (14./13. Jh.). Wie alt gerade dieses Motiv ist, kann man dem Relief auf einer Specksteinvase von Khafaje (Hafagi, 27 km ENE von Bagdad), iranische Arbeit, Anfang des 3. Jahrtausends, entnehmen. Freilich ist hier nicht wie in den eben erwähnten Fällen *Gyps fulvus* deutlich (und viel später wird auch von Geier und Gazelle zu Adler und Hase variiert; Farkas 1970, Porada 1972). Eine Vase im Islamischen Museum Berlin (Nisapur, Iran, 14. Jh. n. Chr.) läßt nicht sehr deutlich Berittene erkennen, die Raubkatzen speeren; dazwischen zeigt sich in frontalem Anflug ein dickschnäbliger Greifvogel. Offenbar hat das Darstellen von Geiern an Kadavern — seien es Gazellen oder Menschen — die Bedeutung eines Sieges-Symbols. So hatten im Altertum schon die Geier für sich einen Aussage-Sinn; siehe Keller 1913, ferner die Stücke im Vorderasiatischen Museum Berlin, wie das Halbrelief eines starkschnäbligen fliegenden Greifvogels und die steilstehende Riesenskulptur aus Basalt (mit übergroßem Schnabel nach dem Supermann-Prinzip) von Tell-Halaf in N-Mesopotamien um 900 v. Chr. (G. R. Meyer 1971).

Geier können auch einfach Todessymbole sein: Nach Mellaart 1967 a S. 183 sind in den neolithischen Plastiken von Çatal Hüyük Geierschädel in Menschenbrüste eingefügt (Bildwiedergabe nicht deutlich).

II

Im alten Ägypten lassen viele Kunstwerke und Lautsymbole Geier erkennen, oft in sehr naturalistischer Form. Es gab zwei oberägyptische Geiergöttinnen (Ions 1968): Die Kronen- und Schutzgöttin Nechbet in der Stadt Elkab (südlich von Theben) und Mut, die Herrin des Tempelbezirks von Ascheru in Theben. Ihr Name Mut bedeutete in der vordynastischen Zeit einfach ‚Geier'. Es gibt sehr gute Wiedergaben von Gänsegeiern *(Gyps fulvus)* in Verbindung mit Nechbet. Sie sind teils stehend, teils in einer merkwürdigen Flugform dargestellt, oft unnatürlich bunt ausgemalt, „frankly imaginative", wie Moreau 1930 formulierte: Der Künstler sparte nicht mit Blau, Grau und Rot, was eben die Palette hergab, aber offenbar nach einem traditionellen Stil. Der Gänsegeier ist aber auch der Mut zugesellt, während andrerseits Schmutzgeier *(Neophron percnopterus)* bei beiden vorkommen. Pektoralien (Brustschmuck), etwa bei Tut-Ench-Amun, können bald diese, bald jene Art zeigen, oft auch, vielleicht vorwiegend in der nicht mehr so naturgetreu arbeitenden Ptolemäerzeit, Zwischenformen mit halbdickem Schnabel und intermediärer Halslänge. „Offenbar kam es den Ägyptern nicht auf die Art an, und man wird die beiden Geier-Arten nicht auf die beiden Göttinnen Nechbet und Mut verteilen können" (H. Brunner briefl.). Dafür befriedigen uns aber die Hieroglyphen: Das Zeichen a (aleph) wird eindeutig vom Schmutzgeier dargestellt, die Konsonantengruppen mwt, mut und nr(ner) vom Gänsegeier (Griffith 1898). Ein dünnschnäbliger, gleichmäßig brauner Geier (siehe Moreau 1930) ist leicht als Schmutzgeier im Jugendkleid zu verstehen; indes kann man die Deutung als (auf die Tropen beschränkten) Kappengeier *(Necrosyrtes monachus)* nicht ganz abweisen. In einigen Fällen zeigen ausgesprochene Dickschnäbler eine auffallende, schuppige Strukturierung der Flügeldecken; der Verdacht auf Sperbergeier *(Gyps rueppelli)* anstatt Gänsegeier liegt nahe, ist aber nicht zu bekräftigen. Dagegen spricht der ausgeprägte Wulstkopf eines Pektorale aus der Zeit von Thutmosis III. recht deutlich für den Ohrengeier *(Torgos tracheliotus)* (Abb. 1); diese Art kommt in kleiner Zahl noch heute nordwärts bis zum Toten Meer vor. Mönchsgeier *(Aegypius monachus)* und Bartgeier *(Gypaetus barbatus)* lassen sich in der ägyptischen Tradition anscheinend nicht nachweisen.

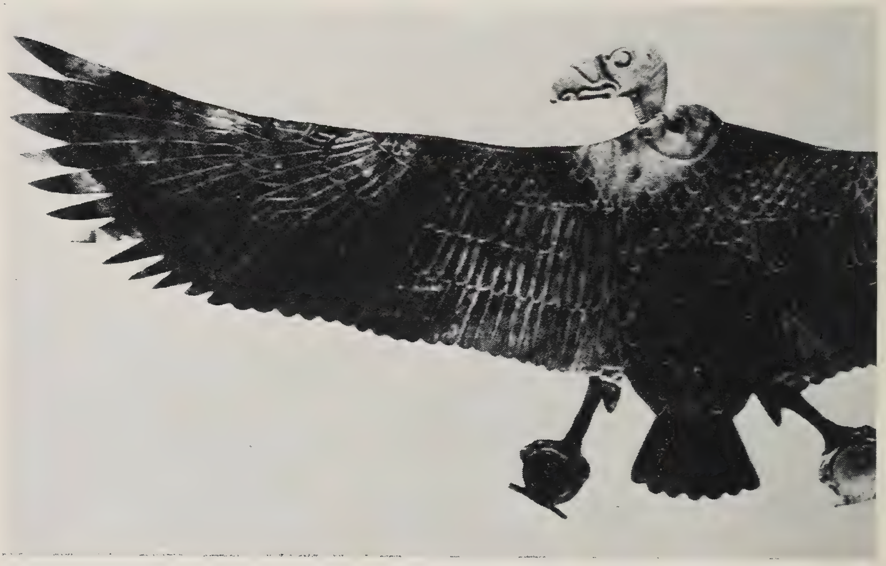


Abb. 1. Geier-Pektorale aus dem Grab dreier Prinzessinnen von Thutmosis III (15. Jahrhundert v. Chr., 18. Dynastie, Deir-el-Bahari); Teilbild. Offensichtlich ist hier ein Ohrengeier *(Torgos tracheliotus)* dargestellt. (Aus Grossmann & Hamlet, nach H. E. Winlock, The Treasure of three Egyptian Princesses, New York 1948).

III

Geier können als Leichenbestatter eine Rolle spielen, in der ferneren Vergangenheit (für die Parsen siehe Herodot) wie auch bis in die Neuzeit hinein; „am lebendigsten ist dieser Brauch heute noch bei der

Stadt Jesd im zentralen Iran" (K. Bittel briefl.). Für Tibet berichten darüber Hedin (1909), Schäfer (1938) und Frau Taring (1972). In der Mongolei werden nach Erfahrungen 1962 trotz Verbotes noch Leichen an bestimmten Stellen in Gebirge und Steppe für Geier, auch Füchse und Wölfe ausgelegt, nach W. Fischer (briefl.), der auch von mündlichen Überlieferungen weiß, daß es in Bulgarien (Thrazien) „Geierfelsen" nach Art der südafrikanischen Exekutionsfelsen gibt, deren Opfer einst den Geiern anheimfielen. Nach Älian sind in alter Zeit auch im iberischen Raum Leichen den Geiern übergeben worden; erwähnt sind die Barkäer oder Bakkäer (Basken?) (dies nach Keller 1913).

Die Ausgrabungen von Çatal Hüyük durch Mellaart (1967) haben bewiesen, daß auch in dieser neolithischen Stadt 50 km SE vom heutigen Konia in Süd-Anatolien vor 8 000 Jahren Geier zum Beseitigen der Leichen eingesetzt waren. Der Verfasser vermutet *Gyps fulvus,* und er hat recht bei zwei langhalsigen, einander zugewandten Vögeln (Abb. 2). Die zahlreich in drei „Geier-Schreinen" fast naturgroß gemalten Geier dagegen (Abb. 3) sind ausgesprochen kurzhalsig und tragen eine auffallende Hinterhalskrause; sicherlich handelt es sich hier um *Aegypius monachus.* (Immerhin könnte man angesichts der stark gestreiften Unterseite auch an *Torgos tracheliotus* denken!) Der Bearbeiter Mellaart hat sich bei der Artangabe vielleicht dadurch täuschen lassen, daß die beiden Gänsegeier über Reste eines früheren mehrfarbigen Kelimmusters in Schwarz dargestellt wurden, die Mönchsgeier dagegen rötlichbraun wiedergegeben sind (1967a, S. 167, Farbtafel 1972). Der Verf. warnt unter Hinweis auf viele andere Beispiele selbst davor, auf die Farbgebung Gewicht zu legen; schwarz entspreche im übrigen Tod und Trauer (1967a, S. 150). — Unmittelbar vor den Schnäbeln aller Geier liegen sehr kleine Menschengestalten. Die Bilder lassen keine Zweifel, daß die Geier zum Verschlingen der Leichenteile eingesetzt

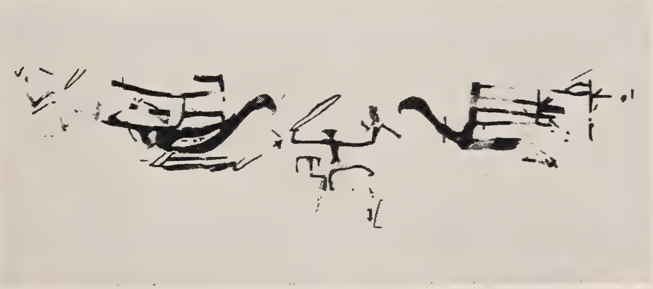


Abb. 2. Zwei Gänsegeier mit Totenresten als Wandbemalung in Geierschrein VIII 8 von Çatal Hüyük (Anatolien, 6200 v. Chr.). Man beachte den (so deuten wir es) eine Peitsche schwingenden vermutlichen Leichenbesorger in der Mitte. Das Wandbild ist mangelhaft erhalten. Aus Mellaart 1967.

waren. Mellaart nennt diese Bilder als Beweis für diese Bestattungsweise „äußerst wichtig". Ein offenes Problem ist das Fehlen der Köpfe bei den dargestellten Leichen. Auch wenn es Fälle von Bestattung abgetrennter Köpfe gibt (S. 167, 168), haben doch alle in Geierschreinen und Wohnhäusern bestatteten Skelette ihren Schädel (offenbar in ungestörtem Verband?). Mellaart nimmt daher an, daß das Fehlen der Köpfe auf den Bildern eine „pictorial convention to indicate corpses" darstelle (S. 167). Wir vermuten, daß hinter dieser „Konvention" doch etwas mehr steckt, auch wenn wir es höchstens ahnen können. Das Vorgehen der tibetanischen Leichenzerschneider — eine Berufskaste — wird verschieden geschildert; es gibt offenbar auch örtliche Unterschiede (Hedin beschreibt es für die Klosterstadt Taschi-lunpo bei Schigatse, Schäfer und Taring für das Sera-Kloster bei Lhasa). Ein Teil der Leichen wird abgehäutet, daß das Fleisch bloßliegt, der Kopf wird abgeschnitten (Hedin), der Skalp wird abgezogen und mitsamt den Haaren verbrannt (Taring). Ein wesentlicher Unterschied zwischen Anatolien einst und Tibet heute besteht darin, daß dort (den Wandbildern zufolge) die kopflosen Leichen unzerkleinert ausgelegt wurden, während den tibetischen Leichen die Glieder abgehackt und die Eingeweide entnommen werden; die Geier, in diesem Fall *Gyps himalayensis,* erhalten in einem zweiten Arbeitsgang die zerschlagenen und mit Gehirn und Eingeweiden vermischten Knochen vorgelegt, denn es soll „nicht das Geringste" übrigbleiben, während unsere Jungsteinzeit-Anatolien sicht-

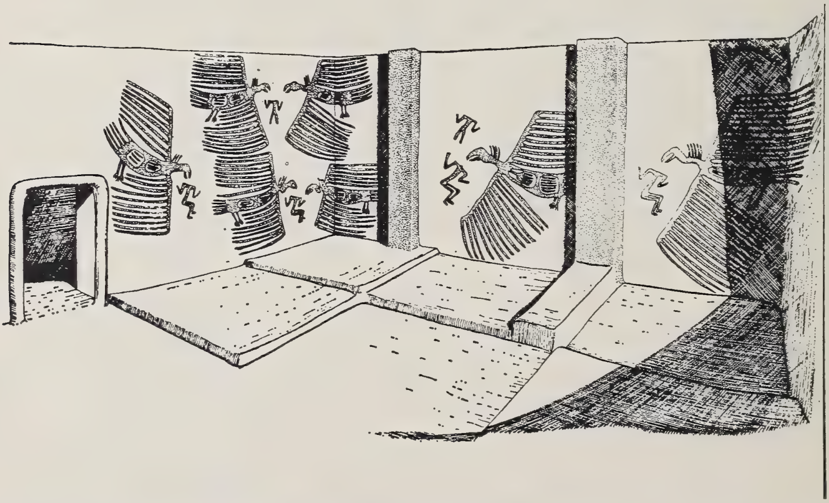


Abb. 3. Zwei Wände von Geierschrein VII 8 in Çatal Hüyük mit 7 Geiern, vermutlich Mönchsgeiern (nicht Gänsegeiern), Wandbilder gegenüber Natur nicht sehr verkleinert (über 5 ft). Die Geier stürzen sich auf 6 kopflose Leichen. Aus Mellaart 1967.

lich auf die Erhaltung des Skeletts bedacht waren. (Das Gehirn blieb im Schädel, doch kam auch Ausräumung und Einführung eines Lappens vor, siehe Mellaart Tafel 94.)

Nun haben wir für den Archäologen noch eine weitere Anregung. Auf Abb. 2 sehen wir zwischen den beiden Geiern außer (mindestens) einer kopflosen Leiche einen lebenden Menschen, der in der einen Hand eine „sling" (= Schleuder) schwingt — so deutet dies der Verfasser, und er vermutet, daß hier Angriffe des Geiers abgewehrt werden sollen. Es könnte sich jedoch nur um ein Vertreiben von den Leichen handeln, denn Geier greifen niemals einen sich bewegenden Menschen an. Aber muß es überhaupt eine Abwehr sein? Wir erinnern uns, daß E. Schäfer — der dies freundlicherweise im Brief bestätigt — in einem Tibetfilm (hergestellt von der Tobis 1942) Peitschenschwinger zeigt. Frau Taring (1972) spricht freilich davon, daß die zu Hunderten „diszipliniert" wartenden Geier erst dann nahekommen, wenn sie „gerufen" werden, und auch Hedins Leute lassen „einen Lockton erschallen". Der Film von E. Schäfer beweist aber, daß (in diesem Fall) die Geier auf ein Peitschenschwingen der berufsmäßigen Leichenzerschneider (Ragyapas) herankommen; der Peitschenschwinger ist dann rings von Geiern umgeben, die sich um die zerstückelten Leichen streiten. Danach kann man Geier also sowohl auf Zuruf als auch auf Peitschenzeichen dressieren; die geschwungene Peitsche wirkt wie das vom

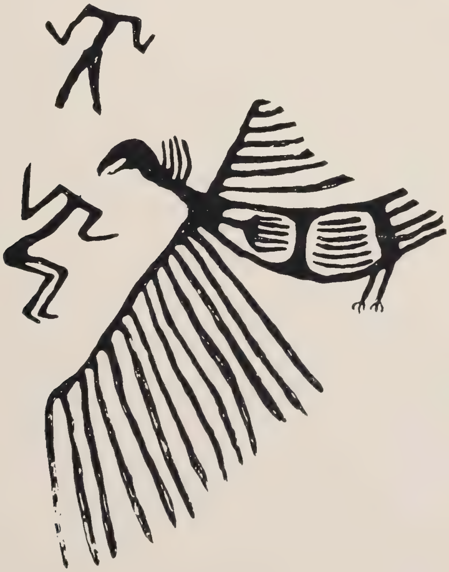


Abb. 4. Ausschnitt aus der Szene von Geierschrein VII 8. Aus Mellaart 1967.

Falkner bewegte Federspiel, auf das der Beizvogel „zureitet“ (briefliche Bemerkung von Schäfer). Unter diesen Umständen scheint es uns nahezu sicher, daß der auf dem Wandbild (Abb. 2) zwischen den beiden Geiern stehende Mensch eine Peitsche schwingt und damit anlockt (jedenfalls nicht abwehrt).

IV

Finden Körperteile von Geiern praktische Verwendung? Als am 30. August 1970 in Den Haag der XV. Internationale Ornithologenkongreß eröffnet wurde, spielte W. K. Kraak eine Geierflöte — Nachbildung einer umgearbeiteten Ulna eines großen Geiers, wahrscheinlich *Gyps fulvus*, aus einem römischen Grab (50 v. bis 200 n. Chr.) bei Nijmegen, Niederlande. Der Bearbeiter, H. C. J. Oomen (1968, 1972), nimmt an, daß die beiden Originalflöten — sich entsprechende Ulnen — aus ferneren Teilen des Imperiums nach dem einstigen Ulpia Noviomagus gebracht worden waren. Das ist einleuchtend, obwohl zu beachten ist, daß der Gänsegeier einst viel weiter nordwärts reichte als heute (Kinzelbach, Schüz).

Passemard (1923, 1944) und Megaw (1960) bilden aus dem Aurignacien von Isturitz, Basses Pyrénées, eine Ulnaflöte ab, „d'un gros oiseau, de la taille d'un vautour par exemple“ (1923), andere Lesart: which may have been a vulture (1960) (Art? siehe hier VI). Oomen zitiert nach dem griechischen Schriftsteller Pollux (Onomasticon IV 76), daß die Skythen (das könnte auf Anatolien weisen) „auf Knochen von Adlern und Geiern wie auf einer Flöte“ blasen. Vielleicht wird man weitere Belege über Verwendung von Geierknochen finden. Wenn viel weniger darüber bekannt ist als etwa bei großen Wasservögeln (wie *Cygnus*; es gibt viele Belege von Schwan-Knochenflöten allein schon in Holland; Oomen), so dürfte das damit zusammenhängen, daß Geier wohl kaum je eigentliche Jagdvögel gewesen sind.

Die Galle des Schmutzgeiers galt als Volksmedizin (Brehm 578). Federn: Das Großgefieder kann mehrfachen Zwecken dienen (Schreibfedern, Vogel- und Wildscheuchen, Keller 1913), und in Tibet wurden jetzt noch „Schwanzfedern“ (gemeint sind Unterschwanzdecken) des Himalayageiers zu Federbällen verarbeitet; die Leichenzerschneider zupfen sie den gierig am Kadaver beschäftigten Geiern aus (Taring 1972). — Haut: Die von Konturfedern befreite, gegerbte Haut von Schmutz- und Gänsegeier gab früher einen wärmenden Daunenpelz ab (Griechenland, Kreta, Arabien, Ägypten; Brehm S. 567, Neuer Naumann S. 308, 315).

Das Fleisch kann ausnahmsweise, bei großem Hunger, als Nahrung dienen (Wiegand 1970).

V

Menschenbedingter Rückgang: Obwohl, wie eben erwähnt, direkte Verfolgung in der Alten Welt meist kaum eine Rolle spielt (Ausnahmen siehe Glutz 1971), führen zwei Faktoren stellenweise und wohl in zunehmendem Maß zu einer Gefährdung von Geiern. Einmal verschlechtern sich in vielen Gebieten, jedenfalls in Südeuropa, die edaphischen Bedingungen, indem Aas weniger anfällt als früher. Sodann sind Geier nicht selten Opfer von Vergiftungsmaßnahmen. In Spanien wurden Wölfe und Füchse mit strychninvergifteten Kadavern bekämpft; Ergebnis war bedrohlicher Rückgang von großen Greifvögeln, auch Geiern und besonders Bartgeiern (König 1971, 1973). In Israel hatte die Anwendung von Pestiziden gegen Nager verhängnisvolle Folgen: Den thalliumvergifteten Kleinsäugern fiel eine Unmenge von Greifvögeln zum Opfer, dabei auch Geier. Der vorher „äußerst gewöhnliche" Schmutzgeier wurde „äußerst selten". Der Mönchsgeier, vorher regelmäßiger Wintergast, ist nur noch Durchzügler, und die isolierte Population des Ohrengeiers, bis 1950 noch auf 80 bis 100 Individuen geschätzt, fiel auf 9 zurück (Mendelssohn 1971 und briefl.). Über den Rückgang der Geier, besonders Gänsegeier, in der Türkei berichtete Kumerloeve (1972); die großen Flieger sind hier nicht selten Verkehrsopfer. (Über die Gefahren für den Kalifornischen Kondor siehe VII.)

VI

Verbreitungsänderungen: Mit Bezug auf Abschnitt III ist durchaus glaubhaft, daß der Mönchsgeier vor 8 000 Jahren in Anatolien häufiger war als heute, wo er nur selten und nur im Süden des Landes angegeben wird; vereinzeltes Brüten nicht nachgewiesen, aber wahrscheinlich (Kumerloeve 1972). Fossil ist die Art für den Raum Magdeburg und für den Harz bekannt, ferner für 5 bis 6 Fundorte im südlichen Frankreich (Brodkorb 1964). Außerdem steht der Mönchsgeier in der Fundliste des Aurignacien von Isturitz, Basses Pyrénées; wer die osteologischen Vergleiche vorgenommen hat, teilt Passemard 1944 nicht mit. Die ebenda und 1923 von ihm beschriebene Flöte — natürlich nur ein Knochenfragment — wird keineswegs eindeutig dieser Art zugewiesen (siehe IV). Wenn diese Bestimmungen wirklich genügend fundiert sind und die Zahlen einen Maßstab geben (??), müßte *Aegypius monachus* in der Frühzeit im südlichen Frankreich eine größere Rolle gespielt haben als *Gyps fulvus*. (Vergleiche auch das Mengenverhältnis der Bilder von Çatal Hüyük, Abschnitt III.) Frühfunde des Gänsegeiers gibt es im Westen anscheinend nur in Gibraltar und Monako, ferner am Ende der Würmeiszeit in Belgien; Brutvorkommen reichten wohl über das Mittelalter hinaus etwa bis Trier und später, grob geschätzt vor etwa 200 Jahren, bis auf die Schwäbische Alb, so daß man von rezenten, höchstens subfossilen Vorkommen sprechen kann (Kinzelbach 1963, Schüz 1963). Genaueres über die Veränderungen bei den drei europäischen Geiern in geschichtlicher Zeit siehe bei Glutz 1971. — Der Ohrengeier wurde im altsteinzeitlichen Jägerlager von Salzgitter-Lebenstedt für den Beginn der letzten Vereisung festgestellt (Kleinschmidt 1953). — Man sieht, daß sogar im Verlauf kürzerer Epochen mancherlei Veränderungen eingetreten sind.

Neue Welt

VII

Cathartidae: Was wir Neuweltgeier nennen, kam mit einer Reihe von Arten einst auch in der Alten Welt vor, ist vielleicht sogar hier entstanden (Cracraft & Rich 1972). Jetzt sind alle 7 Arten auf Amerika beschränkt. Da dazu die beiden Kondore *(Vultur gryphus, V. californianus,* siehe Poulsen 1963) gehören, ist ihnen eine entsprechende Aufmerksamkeit sicher.

Andenkondor: Friese der Inkas (zwischen 1200 und 1470) zeigen Reihen von Kondorköpfen, und die Art ging in das Wappen von Mexiko ein. Inwieweit die von Azteken als Himmelssymbole stilisierten „Adler" solche oder Kondore sind, muß offenbleiben, und das gilt auch für Wappengreifvögel südamerikanischer Staaten. Erst jetzt ist ein übler Mißbrauch von Kondoren durch Indianer des südlichen Peru bekanntgeworden (oder vielmehr neu bestätigt: Brehm 1866 3. Bd. S. 559 brachte eine kurze Schilderung, die aber bei der Neubearbeitung, zum Beispiel 1922, wegfiel): Bei Fiestas wird ein Kondor mit einem durch den Rücken eines Stiers gezogenen Strick festgebunden. Bleibt bei der folgenden Hetze der Kondor am Leben, so wird er später freigelassen, doch gibt es regelmäßig Verluste. Beim „Arranque del Condor" wird dieser an den Fängen aufgehängt, und nun schlagen ihn die Männer im Vorbeireiten mit der Faust allmählich tot. Zum Schluß läßt man den Vogel herunter, und die Zunge wird ihm herausgerissen oder -gebissen („bitten out") — so beobachtet am noch lebenden Vogel! (McGahan 1971a). Solche „Feste" bedeuten, abgesehen von der Unmenschlichkeit, eine Bedrohung der auch in den Anden erschreckend zurückgehenden Art. — Schließlich sind unter den Tacana (in den östlichen Randbergen der Anden zwischen 11 und 14° S) eine Unmenge Märchen und Legenden lebendig, bei denen dem Kondor eine besondere Rolle zufällt (Hissink & Hahn 1961).

Königsgeier *(Sarcorhamphus papa)* werden noch heute von Amazonas-Indianern verehrt (Sick briefl.); bei den Ayoreo zum Beispiel gehören sie (und wohl Geier auch sonst) zu den bedeutendsten Schamanen der Vorzeit, und heute sind sie die wichtigsten Hilfsgeister, zu denen sich der Schamane auf der Geisterreise begibt (H. Kelm briefl., A. Kelm 1968). Es heißt auch, daß südamerikanische Indianer gekäfigten Rabengeiern *(Coragyps atratus)* und Truthahngeiern *(Cathartes aura)* Leichenteile vorlegen; mit der Freilassung dieser Geier fliegt die Seele in ein neues Leben (Engelmann 1928, Fischer 1963). Bei den Mayas war der Rabengeier oft mit Menschenopfern verbunden.

Hier sei so wie mit Abschnitt V (Altwelt-Geier) auch die Gefährdung der Arten behandelt. Der Kalifornische Kondor ist bekanntlich auf einen ganz kleinen Bestand zusammengeschmolzen, durch die Schuld des Menschen. Kondore wurden in großer Zahl einst abgeschossen, vergiftet, mit Fallen gefangen; sie erlitten allerlei Unfälle, sogar durch Öl, in das sie wateten; am Horst störten Photographen, und durch ein neues Straßennetz und durch Feuer wurden die Nistplätze gestört und zerstört (Koford 1953). Der Andenkondor wird stellenweise noch heute abgeschossen (McGahan 1971).

Zusammenfassung

Die Arbeit betrifft die eigentlichen Altweltgeier (ohne den Bartgeier) und schließt kurz (VII) mit den Neuweltgeiern. Stichproben behandeln die mythologische Bedeutung der Geier als Kriegs- und Siegessymbole im alten Vorderasien (I) und die Geier als Attribute von Göttinnen und Königen im alten Ägypten (II). Im Orient wurde (und wird zum Teil noch) die biologische Funktion der Geier als Kadaverfresser zur Beseitigung menschlicher Leichen benutzt (III). Das geschah schon vor etwa 8 000 Jahren in Anatolien, wie das Buch von Mellaart über Çatal Hüyük berichtet. Es wird an Hand der ausgegrabenen Wandbilder auf die Arten eingegangen *(Gyps fulvus* und vor allem *Aegpypius monachus)*, ferner auf die Frage der in Verbindung mit ihnen gezeigten kopflosen Leichen, sodann eines Peitschenschwingers, der wahrscheinlich nicht — wie die Archäologen annahmen — abwehrte, sondern anlockte, wofür es eine Parallele heute in Tibet gibt. Es kommt auch vor, daß Körperteile von Geiern Verwendung finden (IV); bemerkenswert sind zu Pfeifen umgearbeitete Ulnen im südfranzösischen Paläolithikum und in römischen Gräbern in Holland. Darin ist die Beziehung zwischen Geier und Mensch negativ, daß vielerorts die Geier durch Schuld des Menschen im Rückzug sind (V). Auch in früherer, zum Teil vorgeschichtlicher Zeit gab es für einzelne Arten beträchtliche Grenzverschiebungen (VI). Selbst die Neuweltgeier (VII) sind mythologisch mit dem Menschen verknüpft, *Vultur gryphus* bis in die Gegenwart in einer sehr unerfreulichen Form; auch hatten beide Kondor-Arten (der Andenkondor noch jetzt) schwer unter Verfolgung zu leiden.

Bedankung. Mit Hinweisen und Literatur waren dankenswert behilflich: Prof. Dr. K. Bittel, Heidenheim (Brenz) — Prof. Dr. H. Brunner und Frau Dr. Guglielmi, Ägyptologisches Institut Tübingen — Herr W. Fischer, Tierpark Berlin-Friedrichsfelde — Dr. H. Kelm, Direktor des Museums für Völkerkunde in Frankfurt — Dr. F. Kußmaul, Direktor des Lindenmuseums in Stuttgart — Dr. Dr. G. Mansfeld, Institut für Vor- und Frühgeschichte, Tübingen — Dr. H. C. J. Oomen, Katholische Universität Nijmegen, und Dr. A. Peddemors, Jutphaas — Dr. E. Schäfer, 3133 Göhrs — Prof. Dr. H. Sick, Museu Nacional Rio de Janeiro — Mrs. Betty Spahn, Universität Edwardsville, Illinois — und vor allem: Frau Dr. J. Zick-Nissen, Staatl. Museen Preußischer Kulturbesitz, Museum für Islamische Kunst, Berlin-Dahlem.

Literatur

Brehm, A. E. (1866). Illustrirtes Thierleben. 3 Bd.

Brehms Tierleben (1922), herausgeg. O. z. Strassen, Vögel 1: Bd.

Brodkorb, P. (1964): Catalogue of fossil Birds, Part 2. Gainesville 1964.

Cracraft, J., & P. V. Rich (1972): The Systematics and Evolution of the Cathartidae in the Old World Tertiary. Condor 74: 272—283.

Engelmann, F. (1928): Die Raubvögel Europas. Neudamm.

Farkas, A. R. (1970): Catalogue „Animal Style" Art from East to West. New York.

Fischer, W. (1963): Die Geier. Die Neue Brehmbücherei 311.

Glutz von Blotzheim, U. N., et al. (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 4, Falconiformes.

Griffith, F. L. (1898): Hieroglyphs. London.

Grossmann, L., & J. Hamlet (1965): Birds of Prey of the World. London.

Hedin, S. (1909): Transhimalaya I (Leipzig). S. 332—335.

Hissink, K., & A. Hahn (1961): Die Tacana. Stuttgart.

Hopf, L. (1888): Thierorakel und Orakelthiere. Stuttgart.

Ions, V. (1968): Ägyptische Mythologie. Wiesbaden.

Keller, O. (1913): Antike Tierwelt, 2. Bd.

Kelm, A. (1968): Vom Kondor und vom Fuchs. Stimmen indianischer Völker. Berlin.

Kinzelbach, R. (1964): Zum ehemaligen Vorkommen des Weißkopf- oder Gänsegeiers in Deutschland. Jh. Ver. vaterld. Naturkde. Württ. 118/119: 427—432.

Kleinschmidt, A. (1953): Torgos tracheliotus todei forma nova, ein mitteleuropäischer fossiler Ohrengeier aus dem Diluvium in Salzgitter-Lebenstedt. Bonner Zool. Beitr. 4: 21—30.

Knippenberg, W. H. (1962): Zes Vale Gieren *(Gyps fulvus)* in Nederland. Limosa 62 : 165—166.

König, C. (1971): Tiere einbürgern. Kosmos 71: 369—378 — (1973): Ein extremes und hartes Land: Spanien. Kosmos 69: 134—140.

Koford, C. B. (1953): The Californian Condor. Nat. Audubon Soc. Research Rep. 4.

Kumerloeve, H. (1972 a): Brutstatus der Greifvögel im vorderasiatischen Raum. Tier und Umwelt (Barmstedt) N. F.: 10—22. — (1972 b): Liste comparée des oiseaux nicheurs de Turquie méridionale, Syrie et Liban. Alauda 40: 353—366.

McGahan, J. (1971): The Status of the Andean Condor in Peru. XI Bull. Intern. Counc. Bird Preserv.: 127—132. — (1971 b): The Condor, Soaring Spirit of the Andes. National Geographie Mag. 139 (5): 684—709 [1]).

Megaw, J. V. S. (1960): Penny whistles and prehistory. Antiquity 34: 6—13.

---

[1] Nachschrift während der Drucklegung: Eine Reihe von Bildern gibt die unter VII erwähnten Fiestas in Peru wieder. Zudem erfahren wir hier Näheres über die Verwendung einzelner Teile von *Vultur gryphus,* darunter eines fußlangen „Wing bone" (Ulna?) als Flöte (Ergänzung zu Abschnitt VII). Auch künstlerische Wiedergaben in alten Kulturerzeugnissen werden aufgezählt, und ein 1500 Jahre altes Tongefäß mit Kondorbild wird gezeigt.

Mellaart, J. (1967 a): Çatal Hüyük, a Neolithic Town in Anatolia. London. — (1967 b) Çatal Hüyük, Stadt aus der Steinzeit. Bergisch Gladbach. — (1972) Älter als Babylon. Mannheimer Forum, ein Panorama der Naturwissenschaften, Boehringer Mannheim: 117—166.

Mendelssohn, H. (1971): The Impact of Pesticides on Bird Life in Israel. XI Bull. Intern. Counc. Bird Preserv.: 75—104.

Meyer, G. R. (1971): Witnesses of Antiquity. Berlin.

Moortgat, A. (1967): Die Kunst des alten Mesopotamien. Die klassische Kunst Vorderasiens. Köln.

Moreau, R. E., in: R. Meinertzhagen (1930): Nicoll's Birds of Egypt, Vol. 1. London.

Naumann, Neuer (o. J.), herausg. von Hennicke: Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Band 5, Raubvögel. Gera.

Oomen, H. C. J. (1968 a): Zwei römische Blasinstrumente im Rijksmuseum Kam in Nijmegen und ihre zoologische Interpretation. Oudheidkundige Meded. Rijksmus. van Oudheden, Leiden 49: 57—60. — (1968 b): Zoölogica Noviomagensia, twee benen fluiten. Numaga 15: 153—156. — (1972): Exhibition of primitive blowing instruments made from bird bones: Proc. XVth Intern. Orn. Congr. The Hague 1970. Leiden: 23—24.

Passemard, E. (1923): Une flûte aurignacienne d'Isturitz. Assoc. franç. p. avanc. Sci., Congrès Montpellier 1972: 474—476. — (1944): La caverne d'Isturitz en pays basque. Préhistoire 9: 95 S., 64 Taf.

Porada, E. (1972): Problems of the Iranian Iconography. Acts Fifth Congr. Iranian Art & Archaeology 1968. Memor. Vol. Teheran: 163—182.

Poulsen, H. (1963): On the behaviour of the South American Condor (Vultur gryphus). Z. Tierpsych. 20: 468—473.

Schäfer, E. (1938): Ornithologische Forschungsergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. J. Ornith. 86, Sonderheft.

Schüz, (1955): Der Weißkopfgeier einst Brutvogel in der Schwäbischen Alb. Vogelwarte 18: 67—70. — (1964 a): Es gab einst Weißkopfgeier auf der Schwäbischen Alb. Blätter d. Schwäb. Albvereins 70: 12—13. — (1964 b): Der Geierstein in der Schwäbischen Alb als einstige Lebensstätte des Weißkopfgeiers. Jh. Ver. vaterld. Naturkde. Württ. 118/119: 399—426. — (1966) Berichte über Geier als Aasfresser in Abessinien aus dem 18. und 19. Jahrhundert. Anz. Orn. Ges. Bayern 7, Sonderheft: 736—738.

Taring, Rinchen Dolma (1972): Eine Tochter Tibets. Leben im Land der vertriebenen Götter. Hamburg & Düsseldorf. (S. 55—56).

Wiegand, G. (1970): Halbmond im letzten Viertel. München.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. E. Schüz, 714 Ludwigsburg, Paulinenstraße 39; Dr. C. König, 7 Stuttgart, Staatl. Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein.

Das Gedicht vom Vogelfang des Nemesian

Von

KURT LINDNER, Bamberg

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

I

Aus dem Altertum sind uns bedeutende und aufschlußreiche didaktische Werke über Fischfang und Jagd überliefert. Dagegen fehlt es an gleichwertigen Quellen über den antiken Vogelfang fast ganz. Zwar gibt es viele, wenn auch weit verstreute Hinweise auf die Technik des Vogelfangs in der klassischen Literatur, aber an ausschließlich diesem Thema gewidmeten Arbeiten verdienen nur zwei Texte hervorgehoben zu werden: in griechischer Sprache die einem gewissen Dionysios zugeschriebene Paraphrase einer angeblich von Oppian stammenden Abhandlung vom Vogelfang und das Bruchstück eines mit dem Namen des im nordafrikanischen Karthago beheimateten Dichters Nemesian verknüpften lateinischen Lehrgedichtes De aucupio. Die erste dieser beiden Arbeiten ist die weitaus umfangreichere. Sie wurde vor wenigen Jahren in einer kritischen Ausgabe[1]) erneut vorgelegt, ist aber bisher, da es an einer Übersetzung in eine lebende Sprache fehlt, hinsichtlich ihres Wertes für die Geschichte der Ornithologie und der Jagd kaum untersucht worden. Die Technik des antiken Vogelfanges ist erst nach Durchführung einer solchen Arbeit abschließend zu klären.

Mit dem zweiten, sehr viel kürzeren Text sieht es ähnlich aus. Auch er hat bisher kaum Beachtung gefunden, allerdings aus anderen Gründen. Da seine Entdeckung mit ungewöhnlichen und schwer nachprüfbaren Umständen verknüpft war, ergaben sich Fragen, die vordergründig die Altphilologen interessierten. Eine Würdigung aus kulturhistorischer Sicht unterblieb — wohl nicht zuletzt, weil auch hier das Fehlen einer Übersetzung ins Deutsche den Zugang erschwerte. In dieser Studie wird versucht, die aufgezeigte Lücke soweit zu schließen, als es der heutige Stand der Forschung zuläßt.

---

[1]) Antonius Garzya, Paraphrasis Dionysii poematis de aucupio, Byzantion, Revue Internationale des Études Byzantines, XXV—XXVII, Bruxelles 1957, 195/240

II

Von dem mit dem Namen Nemesians verknüpften Fragment eines Lehrgedichtes De aucupio gibt es — im Gegensatz zu nahezu allen sonstigen antiken Texten — keine Handschrift, auf die wir uns stützen können. Wir sind auf eine nicht alltägliche Form der Überlieferung angewiesen, die ihrer Natur nach von Anfang an gewisse Skepsis hervorrufen mußte.

Im Jahre 1544 erschien posthum ein Buch des angesehenen Kölner Arztes Gybertus Longolius[2]) (1507—1543), in dem dieser als einer der ersten Schriftsteller eine Deutung griechischer, lateinischer und deutscher Vogelnamen versuchte „omnibus studiosis ad intelligendos poetas maxime utilis". In dieses Buch ließ er unter den Stichworten *tetrax* (E 2 r/v) und *scolopax* (F 2 r/v) zwei voneinander unabhängige Teile eines lateinischen Lehrgedichtes von insgesamt 28 Zeilen einfließen. Er bezeichnete sie als Werk des gegen Ende des dritten nachchristlichen Jahrhunderts lebenden Dichters Nemesian, dessen mit 325 Versen gleichfalls nur als Bruchstück erhaltenes Cynegeticon[3]) zu den wichtigsten Zeugnissen der antiken Jagdliteratur gehört. Die Zitate bei Longolius sind für das Lehrgedicht De aucupio bis zum heutigen Tag die einzigen Beweisstücke, auf die wir uns stützen können. Das Erscheinen der Gedichtfragmente rief unter den Gelehrten dieser gegenüber antikem Geistesgut besonders aufgeschlossenen Zeit beträchtliches Aufsehen hervor, aber Näheres über die Vorlage in Erfahrung zu bringen, war offensichtlich unmöglich, weil sowohl Longolius als auch sein Gewährsmann bei Erscheinen des Buches bereits verstorben waren.

Als erster griff der sprachgewandte Conrad Gesner[4]), dem wir auch eine Übersetzung der erwähnten Paraphrase des Vogelfangbuches des Dionysios ins Lateinische verdanken, die Zitate des Longolius auf und wiederholte sie ungekürzt und — von wenigen klärenden Anmerkungen abgesehen — ohne Korrektur in De avium natura. Damit war ihnen eine weltweite Verbreitung unter den Fachgelehrten sicher.

Welche Bedeutung die Philologen dem Fund beimaßen, zeigen am besten die ebenso temperamentvollen wie kritischen Ausführungen, die Janus Vlitius[5]) seiner durch eine Anzahl sinnvoller Konjekturen verbesserten

---

[2]) Dialogus de avibus, et earum nominibus Graecis, Latinis et Germanicis. Non minus festivus, quam eruditus, et omnibus studiosis ad intelligendos Poetas maxime utilis. Per Dn. Gybertum Longolium, artium et Medicinae Doctorem clarissimum, paulò ante mortem conscriptus. Epitaphium authoris ad libelli finem adiecimus. Coloniae excudebat Io. Gymnicus, Anno M. D. XLIIII.

[3]) Die beste Übersicht bietet Paul van de Woestijne, Les Cynégétiques de Némésien, edition critique (Rijksuniversiteit te Gent. Werken uitgegeven door de Fakulteit van de Wijsbegeerte en Letteren, 83e Aflevering), Antwerpen und 's Gravenhage 1937.

[4]) Conradi Gesneri Tigurini ... historiae animalium liber III. qui est de avium natura, Zürich 1555, 469 und 484

[5]) Jani Vlitii Venatio novantiqua, Leiden 1645, 34/35 und 457/458

Neuausgabe des Gedichtes beisteuerte. Er scheint sich als erster um die Herbeischaffung des Originals bemüht zu haben. In der Hoffnung, es wieder aufzufinden und erneut veröffentlichen zu können, suchte er sowohl in der Bibliothek von San Salvatore in Bologna, wo es am ehesten zu vermuten war, als auch in vielen anderen italienischen und französischen Bibliotheken, aber — wie er mit Bedauern feststellt — überall vergebens. Wo immer es nur hätte sein können, habe er nachgesehen. Und so wenig er selbst bislang den Text bekommen konnte, so ungewiß sei ihm, ob die Vorlage wirklich im Besitz von Longolius gewesen sei und ob sie mehr enthalten habe als das Entnommene. Damit stellte er als erster die Fragen, die uns bis heute beschäftigen. Die Urheberschaft Nemesians zog Vlitius ausdrücklich in Zweifel, allerdings ohne das Alter der Fragmente anzugreifen. Die Meinungsverschiedenheiten, die unter den Gelehrten herrschten, insbesondere hervorgerufen durch die von Caspar von Barth⁶) geltend gemachten Zweifel an der Echtheit des Textes, treten in seinem Kommentar deutlich zutage, wenn letztlich auch für ihn selbst die Zustimmung eines Gesner bestimmend war. Spätere Herausgeber des Textes wie Petrus Burmann⁷) beschränkten sich darauf, sich die von Vlitius geäußerte Meinung durch kommentarlose Wiedergabe zu eigen zu machen. Auf ihre Nennung an dieser Stelle wird verzichtet, soweit durch ihre Editionen das herkömmliche Bild keine Veränderung erfuhr.

Unter den Nachfolgern des Janus Vlitius verdient Johann Christian Wernsdorf⁸) hervorgehoben zu werden, weil er sich in seiner sorgfältigen, noch heute lesenswerten Studie von seinen Vorgängern absetzte. Er fand den kleinen, zum Streitobjekt gewordenen Text keineswegs des Nemesian unwürdig und verteidigte vor allem die These, der Gegenstand des Gedichtes sei nach antiker Auffassung durchaus eines bedeutenden Dichters angemessen gewesen. Sein Eifer führte ihn zu einer recht eingehenden Behandlung der Technik des antiken Vogelfanges anhand der literarischen Quellen und zu einer ausgiebigen Erläuterung des mit dem Namen Nemesians verknüpften Textes. Die spärlichen Hinweise des Longolius legte er ein wenig zugunsten seiner These aus. Vor allem aber machte er darauf aufmerksam — und in dieser Hinsicht konnte ihm in der Tat nicht mit guten Gründen widersprochen werden —, daß das Gedicht weder grammatische Fehler noch Ungereimtheiten aufweise, daß nichts auf eine Fälschung hindeute und daß auch niemand sein Alter in Zweifel gezogen habe. In Reinhard Stern⁹) fand Wernsdorf einen Verteidiger seiner Auffassung. Die gegen Alter und Herkunft erhobenen Einwände entkräftete zuletzt Max

---

⁶) Advers. lib. XV, Kap. 8

⁷) Poetae latini minores ... curante Petro Burmanno, Leiden 1731, 447/448

⁸) Poetae latini minores ... curavit Jo. Christianus Wernsdorf I, Altenburg 1780, 123/131

⁹) Gratii Falisci et Olympii Nemesiani Carmina venatica cum duobus fragmentis de aucupio ... edidit Reinhardus Stern, Halle/S. 1832, 49/50 und 226/232

Ihm[10] in einem fundierten Aufsatz, in dem er sich durch sorgfältige Textvergleiche um den Nachweis bemühte, daß Nemesian der Verfasser gewesen sein kann. Seit dieser Zeit ist die Diskussion um diese Fragmente eines antiken Gedichtes über den Vogelfang ein Reservat der Altphilologen geblieben.

Der hier vorgelegte lateinische Text folgt der von Baehrens und Bücheler-Riese[11] übereinstimmend gebrachten Fassung[12]. Die Übersetzung ins Deutsche soll dem besseren Verständnis dienen.

(1) . . . et tetracem, Romae quem nunc vocitare taracem
coeperunt. avium est multo stultissima namque
cum pedicas necti sibi contemplaverit adstans,
immemor ipse sui tamen in dispendia currit.
tu vero adductos laquei cum senseris orbes
appropera et praedam pennis creptitantibus aufer.
nam celer oppressi fallacia vincula colli
excutit et rauca subsannat voce magistri
consilium et laeta fruitur iam pace solutus.
hic prope Peltuinum ad radices Apennini
nidificat, patulis qua se sol obicit agris,
persimilis cineri dorsum, maculosaque terga
inficiunt pullae cacabantis imagine notae.
Tarpeiae est custos arcis non corpore maior
nec qui te volucres docuit, Palamede, figuras.
saepe ego nutantem sub iniquo pondere vidi
mazonomi puerum, portat cum prandia, circo
quae consul praetorve novus construxit ovanti.

(2) cum nemus omne suo viridi spoliatur honore,
fultus equi niveis silvas pete protinus altas
exuviis: praeda est facilis et amoena scolopax.
corpore non Paphiis avibus maiore videbis.
illa sub aggeribus primis, qua proluit humor,
pascitur, exiguos sectans obsonia vermes.
at non illa oculis, quibus est obtusior, etsi
sint nimium grandes, sed acutis naribus instat:
impresso in terram rostri mucrone sequaces
vermiculos trahit et vili dat praemia gulae.

---

[10] Max Ihm, Nemesians Ixeutica, Rheinisches Museum für Philologie NF 52, Frankfurt/M. 1897, 454/457

[11] Aemilius Baehrens, Poetae Latini Minores III, Leipzig 1881, 203/204; Franciscus Buecheler et Alexander Riese, Anthologia Latina, Pars I Fasc. II, Leipzig 1906, 330/331

[12] Lesarten: 10 Peltinum Baehrens, 12 collum statt dorsum Gesner, 13 guttae statt notae Vlitius

(1) ... und der Frankolin, welchen sie in Rom jetzt Tarax zu nennen begonnen haben. Er ist der bei weitem törichtste Vogel. Während er nämlich die ihm geknüpften Schlingen stehen bleibend anschaut, läuft er, seiner selbst nicht achtend, dennoch in das Unglück. Du allerdings, beeile Dich, wenn Du die zusammengezogenen Rundungen der Schlinge wahrnimmst, und trage die flügelschlagende Beute davon. Denn schnell schüttelt er vom zusammengeschnürten Hals die trügerischen Fesseln ab, verhöhnt durch spöttische Gebärden mit kreischender Stimme des Jägers listigen Plan und genießt nun fessellos den beglückenden Frieden. Hier unweit Peltinum am Fuße des Apennin nistet er, wo sich die Sonne selbst dem weitgebreiteten Land darbietet: Der Rücken der Asche sehr ähnlich, und das gefleckte Gefieder verdunkeln schwärzliche Tropfen (Merkmale) wie bei einem Rebhuhn (oder Steinhuhn?). Der Wächter der Burg des Tarpeius ist in seinem Körper nicht größer, noch der Vogel, welcher Dich, Palamedes, die Gestalt der Buchstaben lehrte. Oft habe ich einen unter dem unbilligen Gewicht einer großen Eßschüssel schwankenden Diener gesehen, der ihn mit den Speisen zum zweiten Frühstück aufträgt, die ein Konsul oder neuer Prätor dem Zujubelnden auftürmt.

(2) Wenn das Gehölz seines ganzen grünen Schmuckes beraubt wird, eile geradewegs zu den hohen Wäldern, aufgesessen auf dem schneeweißen Sattelzeug Deines Pferdes. Eine Schnepfe ist eine leichte und wohlgefällige Beute. Du wirst sehen, daß sie körperlich nicht größer ist als die paphischen Vögel. Sie frißt, an den vordersten Uferrändern, die die Nässe angespült hat, der feuchten Nahrung eifrig nachjagend, winzige Würmer. Aber sie bedrängt diese nicht dank ihrer Augen, auf denen sie schwächer ist, obwohl sie übermäßig groß sind, sondern durch ihre feine Nase. Mit der in die Erde hineingedrückten Spitze des Schnabels zieht sie die geschmeidigen Würmchen heraus und überläßt wohlfeil dem Gaumen die Beute.

III

Der Text beider Bruchstücke bedarf einiger Erläuterungen.

Im ersten spricht der Dichter von einer als *tetrax* bezeichneten Vogelart. Gesner[13]), der sich allerdings seiner Sache nicht sicher war, glaubte die Ausführungen auf den Auerhahn *(Tetrao urogallus)* beziehen zu dürfen, aber das Vorkommen dieser Vogelart am und im Apennin in römischer Zeit ist nicht nachzuweisen und mehr als ungewiß. In der antiken Literatur spielt der Auerhahn keine Rolle. Zwar kannte ihn Plinius[14]), der als seine Heimat den Norden und die Alpen bezeichnet, aber an anderer Stelle wird er kaum erwähnt. Da dieser imponierende Vogel auch in der Kunst nicht erscheint, müssen wir annehmen, daß er im Denken der Römer keinen Platz hatte. Für Gesners Deutung des Wortes *tetrax* ist nur der Größenvergleich geltend zu machen, denn unter den Wächtern der Burg des Tarpeius sind die Gänse des Kapitols, unter den Vögeln, die Palamedes, den Sohn des euböischen Königs Nauplius, durch ihre Flugform zum Erfinder einiger griechischer Buchstaben werden ließen, die Kraniche zu verstehen.

---

[13]) Conradi Gesneri Tigurini ... historiae animalium liber III. qui est de avium natura, Zürich 1555, 469

[14]) Naturalis historia X, 29

Thompson[15] vertrat die Auffassung, mit *tetrax* habe der Dichter das Haselhuhn *(Tetrao bonasia)* gemeint, das heute noch in bescheidenem Maße in den italienischen Alpen, der Lombardei, Trient, Friaul und Julisch-Venetien vorkommt. Daß sich sein Verbreitungsgebiet in der Antike bis nach Mittelitalien erstreckte, ist nicht auszuschließen, obgleich bislang hierfür kein zuverlässiger Beweis zu erbringen ist. Thompson hat wohl in erster Linie hinter dem Wort *tetrax* eines der Rauhfußhühner gesucht, doch steht seiner Erklärung die Tatsache entgegen, daß das Haselhuhn den antiken Schriftstellern unbekannt war. Wir hören an anderer Stelle nichts von ihm und finden es auch nicht abgebildet. Die Beschreibung von Gestalt und Aussehen in unserem Gedicht paßt nicht zu ihm. Nur ließe sich geltend machen, daß die Angaben über Verhalten und Wertschätzung als Leckerbissen für das Haselhuhn zutreffen. Sein Fang in Schlingen war die üblichste Jagdmethode. Ob es allerdings, ohne auch an anderer Stelle erwähnt zu werden, jemals im Apennin so häufig war, daß es dem jubelnden Volk von einem neu gewählten Träger der Staatsgewalt aufgetischt werden konnte, ist mehr als zweifelhaft.

Bei weiterer Umschau, welche Vogelart wohl gemeint sein könnte, verdiente Niethammers Hinweis auf den Halsband-Frankolin *(Francolinus francolinus)* vor allem Beachtung. Sein Verbreitungsgebiet[16] reichte im Altertum viel weiter nach Westen als heutzutage, so daß ein Vorkommen in Mittelitalien zu römischer Zeit unbedenklich unterstellt werden kann, wenn auch die große Bedeutung, die diese Wildart im italienischen, vor allem toskanischen Jagdwesen des 16. und 17. Jahrhunderts gewann, auf einer erfolgreichen Wiedereinbürgerung beruht. Dem Halsband-Frankolin kommt die Beschreibung des Gefieders in unserem Gedicht am nächsten. Für ihn spricht ferner die keineswegs seltene Erwähnung seitens der antiken Schriftsteller und seine sprichwörtliche Wertschätzung als Delikatesse[17]. Freilich sind auch hier Zweifel begründet. Für den Halsband-Frankolin bedienten sich die klassischen Autoren stets des inhaltlich eindeutig bestimmten Wortes gr. ἀτταγάς (auch ἀτταγής, ἀτταγίς, ατταγῄ), lat. attagen.

---

[15] D'Arcy W. Thompson, A Glossary of Greek birds, London und Oxford 1936, 287

[16] Plinius, Naturalis historia X, 68; Otto Keller, Die antike Tierwelt II, Leipzig 1913, 158/160

[17] D'Arcy W. Thompson, a. a. O., London und Oxford 1936, 61

Warum folgte der Verfasser unseres Lehrgedichtes diesem Herkommen nicht? Und warum benutzt er das ungewöhnliche Wort *tetrax*[18])?

Diese Ausführungen lassen erkennen, daß die Wahl zwischen Haselhuhn und Halsband-Frankolin bei der Übersetzung zu einer Ermessensfrage wurde. Da mehr für Frankolin zu sprechen schien, fiel die Entscheidung trotz gewisser Bedenken zu seinen Gunsten aus.

Für den Ort am Fuße des Apennin, in dessen Nähe er brütend vorkam, sind mehrere Schreibweisen angeboten worden. Longolius[19]) und Gesner[20]) sprechen von Pentinum, Vlitius[21]) bietet Pontinum, Buecheler[22]) entschied sich für Peltuinum, am Osthang der Abruzzen im mittleren Apennin gelegen.

Das zweite fragmentarische Stück bietet weniger Unklarheiten als das erste, wenn man den einleitenden Satz als nicht dazugehörig betrachtet. Er bildete vermutlich den Schluß der vorhergegangenen, verlorenen Aussage und ist nur als Teil derselben zu verstehen. Die Vogelart, von der hier die Rede ist, läßt sich nicht exakt, aber doch mit erheblich größerer Sicherheit bestimmen; uns bleibt die Wahl zwischen der Waldschnepfe und einer der Bekassinenarten. Die paphischen Vögel, mit denen ihre Körpergröße verglichen wird, sind die Tauben, die zum ältesten und berühmtesten Tempel der Venus in Paphos auf Zypern gehörten.

IV

Die Altphilologen haben einige Bedenken hinsichtlich Alter und Herkunft des Gedichtes geltend gemacht, aber diese sind wenig überzeugend. Die gegenüber dem üblichen contemplor auf eine archaische aktive Form contemplo des gleichen Verbs zurückgehende Wendung contemplaverit (Z. 3) ist nicht so selten, daß sie allein schon ernsthafte Zweifel rechtfertigen könnte. Schwerer wiegt die gestörte Metrik, sowohl durch das von Longolius in Zeile 13 überlieferte Wort notae, welches Vlitius in guttae korrigierte, als auch durch gulae am Schluß des zweiten Fragments. Daneben widerspricht die häufige Auslassung eines langen Vokals (Z. 5, 6, 14 und 27) den Grundsätzen klassischer Metrik. Trotz dieser Einwände scheint mir mehr für als gegen ein hohes Alter des Gedichtes zu sprechen.

---

[18]) Pierre Belon (Histoire de la nature des oyseaux, Paris 1555, 237) glaubte, mit *tetrax* sei die Zwergtrappe *(Otis tetrax)* gemeint. Sein Irrtum wurde durch Linné weitergetragen. Da sich sämtliche antiken *tetrax*-Zitate, insbesondere auch unsere Textstelle, nicht auf *O. tetrax* beziehen, blieb diese seltene, im Altertum anscheinend unbekannte Vogelart von unseren Überlegungen ausgeschlossen.

[19]) Gybertus Longolius, Dialogus de avibus, Köln 1544, E 2v

[20]) Conradi Gesneri ... a. a. O., Zürich 1555, 469

[21]) Jani Vlitii Venatio novantiqua, Leiden 1645, 34

[22]) F. Buecheler und A. Riese, Anthologia Latina, Pars I, Fasc. II, Leipzig 1906, 331

Der Dichter war ein mit der griechischen Sprache wohl vertrauter Mann. Dafür zeugen nicht nur τέτραξ und σκολόπαξ für die beiden behandelten Vogelarten, sondern das auf κακαβίζω , den Naturlaut der Rebhühner zurückgehende cacabare in cacabantis (Z. 13), μαζονόμος für die große, nur selten in der Literatur vorkommende korbartig geformte Eßschüssel und ὀψώνιον in der gleichfalls wenig gebräuchlichen lat. Form obsonium (Z. 24). Die Verwendung der letzten drei Wörter in nachklassischer Zeit ist wenig wahrscheinlich.

Damit kommen wir zu der Frage, die Anlaß zu dieser Studie gab: ob es sich vielleicht bei den Nemesian zugeschriebenen Bruchstücken eines Gedichtes über den Vogelfang um eine Humanistenfälschung gehandelt haben könnte wie beispielsweise jene Interpolation bei Firmicus Maternus[23]), die die Kenntnis der Beizjagd bei den Römern nachweisen sollte. Die Umstände, unter denen das angebliche Nemesianfragment zutage kam, waren jedenfalls nicht dazu angetan, von Anfang an jegliche Zweifel auszuschließen.

Longolius ließ dem ersten der beiden Bruchstücke in seinem Dialogus de avibus einige Worte[24]) vorangehen. Er fühle sich — so führt er aus — durch die Autorität des Dichters Nemesian, der über den Vogelfang in lateinischen Versen geschrieben habe, in der von ihm geäußerten Meinung bestärkt. Der Lübecker Hieronymus Boragineus, ein hoffnungsvoller Jüngling, mit dem er einige Zeit in Bologna und Ferrara zusammen gelebt habe, habe heimlich einige Verse in der Bibliothek „porcorum" San Salvatoris in Bologna kopiert, von denen er, weil das Werk von historischer Bedeutung sei, etwas vortragen werde. Die Einführung in das zweite Fragment ist erheblich kürzer und beschränkt sich auf die Worte „Die Verse Nemesians, falls jemand sie begehrt, lauten . . ."[25]).

Überraschend ist zunächst, daß ein Lehrgedicht Nemesians über den Vogelfang, von dem niemand etwas wußte, ohne jeden Kommentar eingeführt wird, obgleich ihm Longolius selbst hohen geschichtlichen Wert beimißt. Longolius äußert sich mit keinem Wort zu der Frage, warum Nemesian als Verfasser anzusehen ist, was im Grunde unerläßlich war, da der überlieferte Text keinen Hinweis auf einen bestimmten antiken Dichter erkennen läßt, und vermeidet jeden Hinweis auf das Manuskript, dessen Alter, Herkunft und Umfang. Man könnte höchstens aus den Worten des Longolius lesen — aber auch dies bleibt offen —, daß die Handschrift mehr als die zwei zitierten Textstellen umfaßte, da Longolius nur einige der abgeschriebenen Verse — descripserat ... uersus ... ex iis ego quosdam ... recitabo — wiedergeben wollte. Dieses quosdam deutet darauf hin, daß der abgeschriebene Text über das, was im Dialogus de avibus überliefert ist, hinausging. Der verlorene Überschuß könnte auch den Hinweis auf Nemesian enthalten haben, wodurch die Selbstverständlichkeit, mit der Longolius die Verfasserschaft behandelt, erklärt wäre. Andererseits ist es auffällig, daß das Abschreiben heimlich erfolgen mußte. Warum und durch wen sollte in einer Zeit, die mit größter Freude die Herausgabe klassischer Texte förderte, dieses Gedicht der Öffentlichkeit vorenthalten werden? Der einzige Fingerzeig, der weiterhelfen könnte, ist der Hinweis auf die Bibliothek von San Salvatore in Bologna, deren offizielle Bezeichnung Biblioteca canonicorum regularium S. Salvatoris de Bononia lautete. Mit dem Wort porcorum bei Longolius hat sich der Druckfehlerteufel ein Meisterstück geleistet. Da der Dialogus de avibus erst ein Jahr nach Longolius' Tod erschien und Korrekturen möglicherweise nur mangelhaft durchgeführt wurden, sind auch an anderen Stellen, wie im Gedicht De aucupio selbst, Druckfehler nicht auszuschließen. Canonicorum kann zu porcorum kaum geführt haben; die Vorlage enthielt vielleicht procerum, d. h. der Vornehmsten, der Aristokraten von San Salvatore, was für die Angehörigen dieses regulierten Chorherrenstiftes durchaus angemessen gewesen wäre, denn porcorum und procerum waren in den für die Mitte des 16. Jahrhunderts üblichen Schriftzügen von einem der lateinischen Sprache nicht mächtigen Schriftsetzer leicht zu verwechseln.

---

[23]) Julii Firmici Materni Matheseos libri VIII, ed. W. Kroll und F. Skutsch, Leipzig 1913, XXVIII ff. und 557

[24]) Gybertus Longolius, a. a. O., Köln 1544, E 2 r Nemesiani poetae authoritas, qui de aucupio Latinis uersibus conscripsit, me in hanc sententiam perduxit. Descripserat autem furtim in bibliotheca porcorum (!) Saluatoris Bononiensis uersus aliquot Hieronymus Boragineus Lubecensis magnae spei adolescens, cum quo Bononiae et Ferrariae aliquandiu communi uita uixi, ex iis ego quosdam cum opus erit historia, tibi recitabo.

[25]) ebenda, F 2 r Nemesiani uersus, si quis expetit, sunt:

Leider führt uns — wie schon Vlitius erfahren mußte — auch die Suche nach Nemesians Gedicht über den Vogelfang unter den Beständen der genannten Bologneser Bibliothek nicht weiter. Durch glückliche Umstände sind wir über die Inventare von San Salvatore gut unterrichtet[26]). Aber keines deutet darauf hin, daß ein an den Namen Nemesians anknüpfendes Lehrgedicht — sei es in Form einer Einzel- oder einer Sammelhandschrift — jemals zu den Beständen dieser Bibliothek gehörte. Auch gibt es keine Anzeichen für die Existenz eines anonymen Textes De aucupio oder De avibus. Daß in den Bibliothekskatalogen von 1322 und 1429 nichts erscheint, was mit dem Fund des Hieronymus Boragineus in Zusammenhang zu bringen wäre, mag im Hinblick auf die erst in der zweiten Hälfte des 15. Jahrhunderts durch die politische Entwicklung in Byzanz ausgelöste Welle der Wiederentdeckung antiken Geistesgutes im italienischen Raum verständlich sein. Daß aber auch das umfassende Verzeichnis, das um 1533 abgeschlossen wurde — also fast aufs Jahr genau zur gleichen Zeit, zu der Hieronymus Boragineus den Text in San Salvatore eingesehen zu haben vorgibt —, keinen Hinweis enthält, der uns weiterbringen könnte, zeigt, daß auf dem Weg über die Bibliothekskataloge das Rätsel nicht zu lösen ist. Laurents Studie macht allerdings deutlich, wie beträchtlich damals die Zahl der Handschriften am Gesamtbestand war, daß sich die regulierten Chorherren von San Salvatore sehr darum bemühten, ihren Besitz an geschriebenen und gedruckten Werken zu vermehren, und daß im Hinblick auf die unzulängliche Inhaltsangabe bei vielen registrierten Handschriften ein kleiner eingeschobener Text in einem anderen Autoren gewidmeten Sammelband nicht ausgeschlossen werden kann. Was an Hand des Kataloges von 1533 nicht lösbar war, konnte auch durch die jüngeren Inventare von 1762 und vom Ende des 18. Jahrhunderts[27]) nicht geklärt werden. Andererseits ist nicht zu leugnen, daß die Bemerkung des Longolius auf einen echten Zusammenhang zwischen den Fragmenten des Lehrgedichtes vom Vogelfang und der reichen und betriebsam geführten Bibliothek der Chorherren von San Salvatore in Bologna hindeutet.

---

[26]) Die beste Übersicht über die zahlreichen Veröffentlichungen zur Bibliotheksgeschichte von San Salvatore gibt M.-H. Laurent, Fabio Vigili et les Bibliothèques de Bologne au début du XVI^e siècle d'après le Ms. Barb. Lat. 3185 (Studi e testi 105), Città del Vaticano 1943, XXXIV, N 3, 266/347.

Wir würden diese Vermutung kaum für vertretbar halten, wenn sich für die bisher ganz unbeachtet gebliebene Person, der die Anfertigung der heimlichen Abschrift nachgesagt wird, nicht überraschend klare Lebensdaten hätten ermitteln lassen, die in allen Einzelheiten die spärlichen Angaben bestätigen, die Longolius über seinen Jugendfreund macht. Hätten wir es mit einer Humanistenfälschung zu tun, so wäre denkbar gewesen, daß es sich bei diesem Hieronymus Boragineus um eine erfundene Figur handelte, zumal sein Name in anderem Zusammenhang nicht wieder auftaucht und in der latinisierten Form für einen ungewöhnlichen deutschen Familiennamen wie Gurkenkrauter zu stehen schien. Hieronymus Boragineus hieß von Hause aus Bernaczien (auch Bernatzien, Bernasgien geschrieben) und war der Sohn des aus Breda stammenden Arztes Dr. Antonius Bernaczien, der im ersten Viertel des 16. Jahrhunderts als Physikus des Rats in Lübeck wirkte. Sein Sohn Hieronymus wurde ungefähr 1506 geboren und gehörte somit annähernd zum gleichen Jahrgang wie Longolius. Im Februar 1522 trat er in die Artistenfakultät der Universität Köln[28]) ein, wo er am 17. November 1522 das Bakkalaureat und am 10. März 1524 das Lizentiat erwarb. In der Matrikel wird er als Hieron. Bernasie de Lubeca „cognomine Boragini" geführt. Im Sommersemester 1528 finden wir ihn als Hieronymus Boragenius Lubeccensis bacc. Coloniensis in Leipzig[29]) eingeschrieben. Im Wintersemester 1529 erscheint er als Magister in der Matrikel der Universität Rostock[30]) mit dem Vermerk Anno eodem sub decanatu magistri Johannis Cruzen receptus est ad facultatem Mgr. Hieronimus Boragineus, Coloniae promotus. Zu dieser Zeit vermachte ihm sein Vater in einem 1529 errichteten Testament[31]) verschiedene Renten. Er sollte dafür täglich zwei Lektionen über die Briefe des Paulus und den Psalter in der Ausdeutung des Cassiodor und anderer Doktoren lesen. Für seine Promotion zum Dr. med. wurden ihm 100 Mark lüb. versprochen. Auch gingen die Bücher seines 1530 verstorbenen Vaters an ihn über. Aus den jährlichen Berichten der Testamentsvollstrecker ist ersichtlich, daß Hieronymus zuerst seine Schulden bei seinem Wirt in Rostock beglich, dann nochmals Leipzig aufsuchte und 1531 nach Löwen reiste, wo er als Hieronimus Boragimus Lubecensis am 19. Juli des gleichen Jahres an der Universität[32]) immatrikuliert wurde. Zunächst hielt er sich in Löwen und Antwerpen auf. Seit 1534, vielleicht auch schon etwas früher, weilte er in Bologna. Sein Name erscheint im Studienjahr 1534/35 im Verzeichnis der Mitglieder der Artistenfakultät dieser Universität[33]). Zu jener Zeit muß er Gelegenheit gehabt haben, in der Bibliothek von San Salvatore den Nemesian zugeschriebenen Text zu kopieren. Er starb in Bologna am 27. August 1535 im jugendlichen Alter von wahrscheinlich noch nicht einmal dreißig Jahren an einem schon mehrfach bei ihm aufgetretenen hitzigen Brustfieber. Nach der Abrechnung der für die Erfüllung des väterlichen Testamentes eingesetzten Testamentsvollstrecker wurden im Laufe des Jahres 1536 noch Zahlungen beglichen, die der Verstorbene bei seinem Tode schuldig war. Für ihn wurde ein Grabmal im südlichen Kreuzgang des ebenfalls mit einer bedeutenden Bibliothek ausgestatteten Klosters San Domenico in Bologna errichtet. Es zeigt eine Aschenurne zwischen zwei auswärts gestellten Delphinen und einen von einfachem Rankenwerk umgebenen leeren Schild. Aus der Inschrift[34]) erfahren wir, daß Boragineus ein junger deutscher Arzt war, den ein unbarmherziger Tod mitten aus seinen Studien in Bologna herausriß.

---

[27]) Biblioteca Universitaria di Bologna Ms. 2321 (C. Roncagli, 1762) und Ms. 4122 (sec. XVIII). Der heutige Standort der meisten Handschriften aus der Bibliothek von San Salvatore ist bekannt. Die überwiegende Zahl befindet sich in der Universitätsbibliothek Bologna, die sich in dankenswerter Weise um die Wiederauffindung des gesuchten Textes bemühte. Einige kamen nach Paris, nur wenige sind verstreut.

[28]) Hermann Keussen, Die Matrikel der Universität Köln II, Bonn 1919, 844 (Nr. 15)

[29]) Georg Erler, Die Matrikel der Universität Leipzig I, Leipzig 1895, 598

---

[30]) Adolph Hofmeister, Die Matrikel der Universität Rostock II, Rostock 1891, 90

[31]) Archiv der Hansestadt Lübeck

[32]) A. Schillings, Matricule de l'Université de Louvain IV, Bruxelles 1961, 57 (Nr. 93)

[33]) Umberto Dallari, I Rotuli dei lettori legisti e artisti dello studio bolognese dal 1384 al 1799 II, Bologna 1889, 76

[34]) Sie lautet: HIERONIMI BORAGINEI LUBECENSIS PHISICI GERMANI AD LECTOREM QUERELA ME LUBECA TULIT DOCUIT GERMANIA LINGUAS HUC MISSUM AD STUDIUM MORS TRUCULENTA RAPIT. NON FERRUM. NON ULLA VENUS. BACCHUSVE PEREMIT SED STUDII NIMIUS — PRO DOLOR — HAUSIT AMOR NAM DUM PHOEBE TUAS AESTIVAS SOLIBUS HERBAS PERSEQUOR, INVASIT PECTORA SAEVA FEBRIS IAM TER FORTE NOVEM STUDIO QUAE VITA PERACTA III ANNOS ATTIGERAM CUM RAPIT MORS NOCENS AH TUA QUI MEDICUS FUERAS VESTIGIA FRUSTRA INSEQUOR O GENITOR CUM NECOR ANTE DIEM O PATRIA, O GERMANIA VALE SOROR UNA RELICTA QUAE FUERAS. HAC ME MORTS TUMULAVIT HUMO. OBIIT AN. SALU. MDXXXV DIE AUGUS. XXVII

Die sich bruchlos zusammenfügenden Lebensdaten des Hieronymus Boragineus zeigen nichts Widersprüchliches und geben auch keinen Anlaß, an der Vertrauenswürdigkeit dieses Gewährsmannes zu zweifeln. Das Bild rundet sich vollends, wenn man Leben und Leistung des Longolius daneben stellt. Auch sein steil aufsteigender Lebensweg[35]) wurde in jungen Jahren jäh unterbrochen. Seinen Freund Boragineus überlebte er nur um wenige Jahre. Er wurde als Gisbert Langenraet 1507 als Sohn einer vornehmen Familie in Utrecht geboren, bezog im Juni 1524 die Universität Köln[36]), erwarb am 16. November 1525 das Bakkalaureat und ist 1527 dort noch nachzuweisen. Nach Beendigung seiner Studien ging er nach Italien, wo er sich in Bologna mit Boragineus angefreundet haben muß. Wie dieser studierte er Philosophie und Medizin und kehrte nach Erwerb des Doktorgrades in seine Heimat zurück. Zunächst wirkte er als Stadtmedikus und Rektor an der Schule zu Deventer. Nach kurzer Zeit siedelte er wieder nach Köln über, wo er als Arzt tätig war, aber als hervorragender Philologe auch in der griechischen und lateinischen Sprache unterrichtete. Der Kölner Erzbischof Graf Hermann von Wied, mit dem er eng befreundet war, ernannte ihn zu seinem Leibarzt. Beide sympathisierten mit Luthers Lehre. 1542 berief ihn die Universität Rostock und beauftragte ihn gemeinsam mit zwei weiteren protestantischen Gelehrten mit der Reorganisation der heruntergekommenen Hochschule. Seine gedruckt vorliegenden Vorschläge[37]) weisen ihn als einen Mann von hohem pädagogischen Verständnis und großem organisatorischen Geschick aus. Longolius kam nach Köln zurück, um seine Bibliothek nach Rostock zu überführen, erkrankte plötzlich und starb dort, ungefähr 36 Jahre alt, am 30. Mai 1543. Weil er sich zur lutherischen Lehre bekannt hatte, weigerten sich die Kölner, diesen Ketzer bei sich begraben zu lassen, so daß er in Bonn beerdigt werden mußte.

Longolius hatte bei seinem frühen Tod schon Ungewöhnliches geleistet. Sein großes Verdienst bestand in der Herausgabe kritischer Textausgaben. Bereits im Alter von 23 Jahren (1530) gab er die Komödien des Plautus und De civilitate morum puerilium des Erasmus heraus, kurz darauf (1532) trat er mit der Vita Apollonii des Flavius Philostratos hervor. Ein Jahr später (1533) folgten ein Lexicon graecolatinum, wieder ein Jahr weiter (1534) kritische Ausgaben von Ovids Metamorphosen und den Elegantiarum libri omnes des Laurentius Valla. Cicero, Plutarch, Cornelius Nepos und weitere klassische Schriftsteller wie Sueton wurden in rascher Aufeinanderfolge von ihm ediert. Die meisten seiner Bücher erlebten zahlreiche Auflagen. Diese intensive Tätigkeit als Herausgeber lateinischer Texte muß Longolius frühzeitig den Ruf eines hervorragenden Kenners der antiken Literatur und der alten Sprachen eingebracht haben.

---

[35]) Chr. Gottlieb Jöcher, Allgemeines Gelehrten-Lexicon II, Leipzig 1750, 2518; Forts. u. Erg. durch Adelung und Rotermund III, Delmenhorst 1810, 2109/2110; Biographie Universelle (Michaud) ancienne et moderne XXV, Paris u. Leipzig, 78; Nouvelle Biographie Générale XXXI, Paris 1860, 578/579; ADB 19, Leipzig 1884, 155/156

[36]) Hermann Keussen, Die Matrikel der Universität Köln II, Bonn 1919, 867.

[37]) Gisbert Longolius, Studii litterarii publici in Academia Rostochiensi diligens et accurata restauratio. Rostock 1544

Der in seinem Nachlaß gefundene Dialogus de avibus mit den Fragmenten des Nemesian zugeschriebenen Gedichtes über den Vogelfang ist ein Torso[38]. Das kleine Buch ist ein Zwiegespräch zwischen Longolius, der sich namentlich nennt, und einem gewissen Pamphilus, hinter dem man ohne rechten Anlaß einen Einwohner aus der kleinasiatischen Landschaft Pamphylien zu vermuten hat. Behandelt werden nur die aves pulveratrices, eine von Longolius gebildete Bezeichnung für Scharrvögel. Er verstand darunter Hühnervögel, doch ist diese Bezeichnung nicht unter dem Blickwinkel moderner Systematik zu sehen. Die Lerche und der Krammetsvogel fanden ebenso Erwähnung wie die Rauhfußhühner. Gesichtspunkte des Vogelfangs spielen im Text eine beachtliche Rolle. Diese Schrift war bei Longolius' plötzlichem Tod nicht abgeschlossen und auch nicht druckreif. Sie ist weder für die Geschichte der Ornithologie noch als philologische Leistung von überragender Bedeutung, erfreut sich jedoch in jüngster Zeit verstärkter Beachtung und bleibt vorläufig die einzige Quelle für die Reste von Nemesians Gedicht über den Vogelfang. Immerhin ist im Anschluß an die zur Person des Boragineus gemachten Ausführungen festzustellen, daß auch Longolius ein Gelehrter war, der nach geistigem Rang und Charakter einer bewußten Fälschung nicht verdächtigt werden kann. Daß er bei seiner im Dialogus de avibus bezeugten Neigung zur antiken Zoologie keine Edition des ganzen Nemesiangedichtes, soweit es ihm bekannt war, geplant oder durchgeführt hat, erklärt sich wohl in erster Linie mit seinem frühen Tod.

Letztlich ist es überhaupt ein Zufall, daß die Fragmente von De aucupio gedruckt wurden, denn hätte sich William Turner nicht der Aufgabe der Edition dieses unvollendeten Werkes eines Freundes Longolius unterzogen, wäre auch das wenige, was uns von Nemesians Lehrgedicht erhalten ist, der Vergessenheit anheimgefallen. Turner, wohl nur wenige Jahre jünger als Longolius, erwarb 1530 das Bakkalaureat in Cambridge, schrieb 1538 ein kleines botanisches Werk, wechselte 1540 nach Oxford über, kam jedoch, weil er ohne Erlaubnis gepredigt hatte, ins Gefängnis und verließ nach seiner Freilassung England, um seine Studien in Bologna und Ferrara fortzusetzen, wo er den Doktorgrad der Medizin erwarb. In Zürich begründete er seine Freundschaft mit Conrad Gesner. 1543 weilte er in Basel und wohl noch im gleichen Jahr kam er nach Köln, wie Longolius als Freund der Reformation vom Erzbischof willkommen geheißen. Hier gab er nicht nur den Dialogus de avibus des Longolius, sondern im gleichen Verlag ebenfalls 1544 sein eigenes bedeutendes Buch[39]) Avium praecipuarum, quarum apud Plinium et Aristotelem mentio est, brevis et succincta historia heraus[40]). Es übertrifft inhaltlich bei weitem die Schrift des Longolius. Aber auch Turner, der sich allerdings fast ausschließlich auf Aristoteles und Plinius stützte, erwähnt mit keinem Wort das Gedicht Nemesians, obgleich durch die eigene Veröffentlichung ein unmittelbarer Anlaß gegeben gewesen wäre. Selbst in seinen späteren Arbeiten ist er niemals darauf zurückgekommen.

---

[38] Vgl. a. Thomas P. Harrison, Longolius on Birds, Annals of Science XIV, 1958, 257/268; Edward Topsell, The Fowles of Heauen or History of Birdes, ed. Thomas P. Harrison and F. David Hoeniger, Austin 1972, XXVI/XXVII.

Wir haben es bei dem Kronzeugen Boragineus, dem Überlieferer des Nemesiantextes Longolius und dem Herausgeber Turner mit drei hochgebildeten Vertretern des europäischen Humanismus zu tun, deren Zuverlässigkeit, Lauterkeit und Ehrenhaftigkeit nicht in Frage gestellt werden kann.

Es war deshalb naheliegend, den vermißten Text, den Longolius Jahre nach seinem Fortgang aus Bologna bei der Niederschrift des Dialogus de avibus noch besessen haben muß, in einem eventuell erhaltenen literarischen Nachlaß zu suchen, aber alle Bemühungen, eine solche Hinterlassenschaft ausfindig zu machen, erwiesen sich als vergeblich. Was bei seinem Tode vorhanden war, dürfte zunächst im Besitz seiner Witwe verblieben sein. Diese wurde am 22. März 1545 als Anhängerin der neuen Lehre der Stadt Köln verwiesen[41]). Spätestens zu diesem Zeitpunkt dürfte das Schicksal einer möglicherweise in seinem Besitz befindlichen Abschrift des Nemesiangedichtes besiegelt gewesen sein.

So wissen wir heute über das Manuskript von De aucupio nicht mehr als Janus Vlitius, der sich vor mehr als dreihundert Jahren mit den Mitteln seiner Zeit um die Klärung derselben Frage bemühte. Aber in mancher Hinsicht ist unser Urteil sicherer geworden als das seine. Mit hoher Wahrscheinlichkeit handelt es sich, so dürfen wir wohl sagen, bei den erhaltenen Teilen des Gedichtes um Bruchstücke aus klassischer Zeit. Daß sie mit dem Namen des Dichters Nemesian in Verbindung zu bringen sind, läßt sich nicht beweisen, ist aber sehr wohl möglich. Ihr literarischer Wert hängt von der Klärung dieser Frage nicht ab. Um 1535 muß in Bologna eine Vorlage existiert haben, die Boragineus abzuschreiben Gelegenheit hatte. Die betonte Nennung des Dichters Nemesian durch Longolius und das erwähnte Wort quosdam in seiner Einführung geben Anlaß zu der Vermutung, daß der Text über das im Dialogus de avibus Überlieferte hinausging. Boragineus muß das Kopierte seinem Freund Longolius schon während des gemeinsamen Studiums in Bologna übergeben haben, da wegen seines Todes im Jahre 1535 ein späterer Briefwechsel entfällt. Longolius besaß die Abschrift seit seinem Aufenthalt in Bologna bis zu ihrer Verwendung bei der Niederschrift seines Buches, das bei seinem 1543 erfolgten Tod noch nicht zum Abschluß gekommen war. Daß es sich bei dem Gedicht um eine Humanistenfälschung eines Dritten gehandelt haben könnte, der möglicherweise beide jungen Ärzte — Longolius und Boragineus — zum Opfer gefallen sein könnten, ist auszuschließen, denn Fälschungen waren stets mit einer Absicht verknüpft. Wer aber sollte ein Interesse daran gehabt haben, die Welt mit einigen wenig aufschlußreichen Aussagen über den antiken Vogelfang zu beglücken? Ganz anders lagen die Dinge auf dem Gebiet der Beizjagd, wo unter den Gelehrten der Streit entbrannt war, ob die Falknerei von den Römern bereits betrieben wurde. Weder Longolius noch Boragineus wären für eine bewußte Irreführung je zu gewinnen gewesen. Ob der verlorene Text in die Bibliothek von San Salvatore gehörte oder von einem der wendigen, uns noch heute namentlich bekannten Fratres, die sie betreuten, dort nur gezeigt und zur heimlichen Abschrift überlassen wurde, wird ebensowenig zu klären sein wie der Vorbehalt, die Erinnerung könnte Longolius bei seinem Hinweis auf San Salvatore im Stich gelassen haben, da Boragineus in San Domenico beigesetzt wurde und dorthin offensichtlich gute Beziehungen unterhielt. Aber auch die Überprüfung der Buchbestände dieser Kirche erbrachte nichts. Mit diesem Resultat müssen wir uns heute und vielleicht für alle Zeit zufrieden geben, freilich nicht ohne die Zuversicht, daß sich schon mehr als einmal der Zufall als der treueste Diener der Wissenschaft erwiesen hat.

---

[39]) Turner on birds: a short and succinct history of the principal birds noticed by Pliny and Aristotle, first published by Doctor William Turner 1544, edited by A. H. Evans, Cambridge 1903

[40]) Vgl. a. Erwin Stresemann, Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart, Berlin 1951, 13/15

[41]) Historisches Archiv der Stadt Köln, Ratsprotokolle XII, Bl. 114 a 4

Anschrift des Verfassers: Dr. h. c. Dr. K. Lindner, 86 Bamberg, Am Bundleshof 7.

Quantitative Angaben über die in der Türkei überwinternden Anatiden

Von

F. J. KONING (Burgervlotbrug, Holland)

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Einleitung

Ungefähr 60 Seen und Deltas gibt es in der Türkei. Je nach ihrem Gesamtcharakter, der Höhenlage und den vorherrschenden klimatischen Bedingungen bieten sie den Wasser- und Sumpfvogelarten die verschiedensten Möglichkeiten, auch bei extremen Bedingungen zu überwintern. Kumerloeve (1961, 1964, 1966) und nach ihm andere Ornithologen haben hierzu wertvolle Angaben gemacht. Die fortschreitende Erschließung des Landes mit intensiver Kultivierung von Steppe und Sumpf hat neuerdings auch immer mehr zur Beeinträchtigung der Binnenseen und damit zur ernsten Bedrohung der gesamten Wasser- und Sumpfvogelwelt geführt, sowohl für jene, die hier brütet, als nicht zuletzt auch für die Scharen, die alljährlich zweimal durchzuziehen pflegen. Im Rahmen des notwendig gewordenen Natur- und Vogelschutzes wuchs deshalb das Bedürfnis, hierzu möglichst genaue quantitative Unterlagen zu beschaffen. Seit 1967 besuchen deshalb Studiengruppen im Auftrag des „International Wildfowl Research Bureau" die „wetlands" der Türkei (und auch anderer Länder), um durch Zählungen der Vögel und Beschreibung der Seen die Bedeutung jener für den Vogelzug zu erhellen. Die nachfolgend für die Winter 1970 bis 1973 mitgeteilte Übersicht bezieht sich auf Enten, Gänse, Schwäne und Säger (sowie am Rande auf das Bläßhuhn), läßt hingegen überwinternde Taucher, Pelikane und Flamingos unberücksichtigt.

Methodik

Die zur Kontrolle vorgesehenen Seen wurden im November und im Januar planmäßig mit PKW umfahren und mit Teleskopen abgesucht. Eine Flinte diente dazu, die im Schilf befindlichen Enten zum Auffliegen zu veranlassen. Angehörige der Gattungen *Anser* und *Tadorna* lassen sich am besten vor Sonnenaufgang an ihren Schlafplätzen zählen, da sie sich tagsüber gewöhnlich im Gelände befinden; dort ihre Zahl zu erfassen, ist unmöglich.

Überwinterungszahlen

Sie bewegen sich für Anatiden sowie Bläßhühner insgesamt zwischen etwa 600 000 und 1 500 000 Stück. Im einzelnen ergaben sich auf Grund der Januarkontrollen an rund 50 Gewässern folgende Anzahlen:

	1970	1971	1972	1973
Cgnus cygnus	—	—	—	9
Cygnus olor	200	300	100	80
Anser anser	4 400	8 800	7 500	6 400
Anser albifrons	55 700	88 000	31 200	62 400
Branta ruficollis	9	—	—	1
Tadorna tadorna	1 700	1 500	1 000	700
Tadorna ferruginea	5 200	2 300	9 700	3 200
Anas platyrhynchos	55 000	67 300	51 300	66 200
Anas crecca	239 300	99 100	313 200	36 300
Anas strepera	800	4 500	1 400	1 600
Anas penelope	52 000	107 900	65 700	38 800
Anas acuta	16 400	47 700	23 500	12 600
Anas angustirostris	400	600	—	—
Anas clypeata	6 700	9 100	6 800	4 600
Netta rufina	2 800	5 400	800	3 700
Aythya ferina	39 300	37 500	43 200	95 300
Aythya fuligula	6 100	20 400	3 500	19 300
Aythya nyroca	200	97	1	1
Bucephala clangula	87	10	24	73
Oxyura leucocephala	600	6 000	6 000	9 100
Mergus merganser	—	5	—	—
Mergus serrator	—	—	—	5
Mergus albellus	1 300	153	36	580
Fulica atra	484 600	407 200	173 300	205 600
Unbestimmte Vögel	476 000	48 900	21 600	51 300

Damit dürften etwa 80—90 % des gesamten Bestandes an Überwinterern erfaßt sein. Vom Bläßhuhn abgesehen (das z. B. auch am südöstlichen Amik-See an erster Stelle steht; Kumerloeve 1966), ist die Krickente gewöhnlich besonders stark vertreten.

Natürlich sind obige Zahlen und der Anteil der verschiedenen Arten sehr vom jeweiligen Klima abhängig, das in Zentralanatolien sowohl milde als auch sehr strenge Winter (bis etwa −25° C) bringen kann. Für die „surface feeding ducks" ist auch Regen bedeutsam: bleibt er aus, so ist das Nahrungsangebot sehr beschränkt und veranlaßt die Enten, ihnen günstigere Gebiete aufzusuchen. Zum Verständnis solcher Fluktuationen seien die hier in Frage kommenden Winterperioden wie folgt charakterisiert:

1969/1970. Sehr milder Winter, ohne Eis auf den Seen. Ziemlich trocken.

1970/1971. Winter ähnlich wie 1969/1970.

1971/1972. Milder Herbst. Strenger Frost auf der zentralen Hochebene von der ersten Woche Januar an: Schnee an vielen Stellen und viel Eis auf Süßwasserseen.

1972/1973. Im Gegensatz zu 1971/1972 kam die Kälte schon sehr früh, und Anfang Dezember 1972 waren schon mehrere Seen in Zentralanatolien mit Eis bedeckt. Felder infolge Ausbleibens des Regens außerordentlich trocken. Später ziemlich viel Schnee.

Zur Lage und Verbreitung der überprüften Seen

Da die ostanatolischen Seen sämtlich über 1 500 m hoch liegen, bieten sie überwinternden Anatiden meist nur geringe Ernährungsmöglichkeiten.

Hingegen sind in Zentralanatolien die Seen gewöhnlich (bei einer Höhenlage von 700 bis 1 100 m) von ausgedehnten Ackerzonen umgeben und fallen deshalb nur in kalten schneereichen Wintern als Quartiere für Wasservögel aus, am wenigsten für *Anser*-Arten und vielleicht auch für Rostgänse, die sich noch öfter antreffen lassen (z. B. beim Seyfe-See, Kulu-See, Cihanbeyli) und sich erst bei geschlossener Schneedecke in den Süden, Südwesten und Westen des Plateaus (Hotamis-See, Aksehir Gölü etc.) verziehen. Enten und Bläßhühner sind demgegenüber wesentlich frostempfindlicher; sie brauchen nur etwa 300 km südwärts zu fliegen, um in dem Seyhan-Ceyhan-Delta sowie dem Göksu-Delta geeignete Nahrungs- und Überwinterungsgebiete zu finden. Sie sind von lebenswichtiger Bedeutung und können in kalten Wintern ungefähr bis 70 % der in der Türkei heimischen oder hier überwinternden Wasservogelwelt aufnehmen, mehr oder minder zusammen mit dem nicht viel weiter südöstlich gelegenen und ursprünglich ungleich größeren Amik-See bei Antakya/Antiochia (vgl. Kumerloeve 1966).

Westlich der Stadt Beysehir erstrecken sich weithin mehrere große Gebirgsseen (z. B. Beyşehir Gölü, Eğridir/Hoyran G., Burdur G., Aci G., Karamik G.), die für die Brutvogelwelt (Kumerloeve 1964), aber auch für Überwinterer ziemlich günstige Bedingungen bieten. Das Klima wird hier mehr vom Mittelmeer als vom zentralanatolischen Plateau beeinflußt.

Im westlichen Kleinasien sind neben dem Mäander(Menderes-)-Delta vornehmlich der Manyas- und der Apolyont-See, sowie das die türkisch-griechische Grenze bildende Meriç/Evros-Delta als bedeutsame Überwinterungsgebiete mit stark fluktuierenden Wasservogelpopulationen anzusehen — d. h. mit Bestandsschwankungen, die offenbar mit den im rumänischen Donaudelta jeweils herrschenden Wetterbedingungen in Wechselwirkung stehen.

Besonders bedeutsame Nachweise

Als See von außerordentlicher internationaler Bedeutung muß hier der Burdur-See (37.44 N/ 30.12 E), 840 m hoch im submediterranen Gebiet SW-Anatoliens gelegen, hervorgehoben werden. Schon Kumerloeve (1964) fand diesen um 180 qkm großen Natronsee sehr bedeutsam. Nach meinen Feststellungen kommen hier im Winter wahrscheinlich bis zu 80 % des Weltbestandes der Ruderente *(Oxyura leucocephala)* zusammen: bis rund 9 100 Exemplare konnten gezählt werden. Sehr interessant sind auch die bisher unbekannt gebliebenen großen Konzentrationen von Schwarzhalstauchern *(Podiceps nigricollis)*: z. B. am 8. Dezember 1970 ca. 18 600 Stück (Koning & Dijksen 1972).

Erstaunlicherweise scheint die Verteilung mancher Arten sich konstant auf gewisse Seen zu konzentrieren: z. B. fand man Kolbenenten jedesmal auf dem Hoyran- und dem Karamik-See, anderseits Zwergsäger in größerer Anzahl nur auf dem Apolyont-See.

Artenliste

Cygnus cygnus. Kumerloeves Übersicht (1961) kann nur wenige Feststellungen anführen; nach Vittery (1972) „Winter visitor in small numbers, mainly to northern and western coastal localities". Mir begegnete die Art nur einmal: am 8. 1. 1973 auf dem Hotamiş-See 9 Singschwäne.

Cygnus olor. Überwintert in einigen Hunderten auf den Seen in SW-Anatolien und Thrazien. In Anatolien handelt es sich sehr wahrscheinlich um eine residente Population, wogegen sich im Meriç-Delta im Winter einige Hunderte Höckerschwäne als Wintergäste aufhalten (meistens auf der griechischen Seite).

Anser anser. Die Graugans braucht Seen mit sehr reicher Vegetation von *Typha* und *Phragmites.* Derartige Seen und Deltas sind nicht zahlreich; soweit dieser Biotop vorhanden ist, kann man die Art antreffen. Die Brutpopulationen sind wahrscheinlich Standvögel und verlassen die Türkei nur während der sommerlichen Mauserperiode. Mitte Dezember erscheinen die Wintergäste. Sie konzentrieren sich auf zwei Gebiete: die Deltas der Flüsse Meriç und Kizilirmak. Leider werden diese Überwinterungsgebiete neuerdings durch Erschließungsvorhaben gefährdet. Der Winterbestand der Graugans überschreitet nicht 10 000 Ex.

Anser albifrons. Von Mitte Oktober bis Mitte April ist die Bläßgans die am häufigsten vorkommende Gans in Anatolien. Die Steppen (heute Getreidefelder) der Hochebene Inneranatoliens sind ihr Nahrungsgebiet, die vorhandenen Seen geben günstige Schlafplätze ab. Ihre Zahl kann auf 50 000 bis 100 000 geschätzt werden. Im Herbst sind Bläßgänse auf der Hochebene (z. B. Seyfe, Gölbek, Kulu, Cihanbeyli yaylâsi) weitverbreitet. Aber auch unter sehr kalten Bedingungen mit viel Schnee versuchen sie auszuhalten, wobei sie sich mehr auf die südlichen und westlichen Seen der Hochebene (z. B. Hotamiş und Akşehir Gölü) konzentrieren. Hier gibt es Hügelgelände, wo auf Südhängen immer Nahrung erreichbar bleibt. Auch in Westanatolien, z. B. am Menderes- und am Manyas-See, sowie im thrakischen Meriç-Delta kann man gelegentlich Bläßgans-Trupps antreffen. Sie gehören zu den rumänischen Wintergästen, die bei großer Kälte auf türkisches Gebiet überwechseln.

Branta ruficollis. Seltener Wintergast. Über Nachweise in Thrakien und NW-Anatolien vgl. Kumerloeve (1965, 1970); über Überwinterung in der europäischen Türkei vgl. Sterbetz & Szijj (1968). Mir begegneten Rothalsgänse nur zweimal: 9 Stück am 19. XII. 1970 bei Cihanbeyli und eins am 9. I. 1973 am Hotamiş-See. Mit weiteren Beobachtungen ist wohl zu rechnen, da die Art ihre Überwinterung mehr westwärts zu verlegen scheint. In Rumänien wird der Winterbestand mit 4 000—5 000 angegeben. Über Nachweis im östlichen Kleinasien s. Kumerloeve (1965, 1970).

Tadorna tadorna. Weitverbreiteter, aber nicht häufiger Vogel. Wichtigste Überwinterungsgebiete sind die salzigen Seen Zentralanatoliens, aber auch in den Deltas von Menderes, Seyhan und Ceyhan sind bis zu einige Hunderte Brandgänse anzutreffen. Gesamtzahl nicht über 2 000.

Tadorna ferruginea. Weitverbreiteter Wintergast und Standvogel, in der Hauptmenge ähnlich *Anser albifrons* auf dem Hochplateau verbleibend. Januarzählungen erbringen stets weniger Exemplare als solche im November, wahrscheinlich weil erstere unter der schwierigeren Erreichbarkeit der Seen leiden. Im Herbst schwankt der Bestand zwischen 10 000 und etwa 14 000 Stück, im Januar anscheinend zwischen 3 000 und 10 000. Im West- und Südanatolien sind nur kleine Gruppen anzutreffen.

Anas platyrhynchos. Zahlreich vorkommender Wintergast (50 000 bis 70 000), am häufigsten in Westanatolien und Thrakien.

Anas crecca. Unter den Anatiden der am zahlreichsten vertreten Wintergast, der an allen Seen angetroffen werden und es bis zu außerordentlich großen Konzentrationen bringen kann. Insbesondere der zentralanatolische Kurbağa-See dürfte bis etwa 70 % des Winterbestandes aufnehmen können. In milden Wintern bleiben die Krickenten hier; friert der See zu, so weichen sie u. a. in die mittelmeerischen Seyhan- und Ceyhan-Deltas aus. Auch das Lagunengebiet bei Silifke und der Amik-See sind hierfür bedeutsam (Kumerloeve 1966). Gesamtzahl der Überwinterer zwischen 150 000 und 330 000. Im ungewöhnlich trockenen Winter 1972/73 zählte ich (Koning et al.) nur 37 000 Krickenten.

Anas querquedula. Kumerloeve (1961) erwähnt ältere Angaben über häufige Überwinterung im NW/W-anatolischen Küstenbereich. Bisher bin ich der Knäkente nicht im Winter begegnet, hingegen bereits Anfang März schon häufig (vgl. Wadley 1951, Kumerloeve 1970).

Anas strepera. Spärlich vorkommend, am ehesten im südlichen Teil der Hochebene (Aksehir, Hotamis). Winterbestand bis 4 500 Schnatterenten.

Anas penelope. Überwintert hauptsächlich und in großer Anzahl in den Deltas der Mittelmeerküsten, einschließlich Menderes- und Meriç-Ausflüssen. Kumerloeve schätzte im Winter 1964/65 etwa 15 000 bis 20 000 auf dem küstennahen Amik-See. Winterbestand total zwischen 50 000 und 100 000 schwankend. Die Art trifft oft zugleich mit *Fulica atra* ein.

Anas acuta. 20 000 bis 50 000 Spießenten überwintern auf türkischem Gebiet, ähnlich der Pfeifente meistens in den mediterranen Deltas bzw.

Lagunen. Kumerloeve nennt für den Amik-See im Winter 1964/65 mindestens 10 000 bis 15 000 Stück.

Anas angustirostris. Bis zu 600 überwinternde Marmelenten wurden beobachtet. Szijj & Hoekstra (1968) trafen sogar eine Ansammlung von ca. 2 000 Exemplaren an. Der Tuzla-Bereich des Seyhandeltas ist bevorzugter Aufenthaltsort, doch kann man die Art in milden Wintern auch an anderen Seen (Aynaz, Hotamiş, Karamik, Çavuşçu etc.) feststellen.

Anas clypeata. Die Süßwasserseen SW-Anatoliens und in geringerem Maße auch die Deltas am Mittelmeer sind die bevorzugten Überwinterungsgebiete. Die Art kann wenig Kälte vertragen. Novemberzählungen ergaben 10 000 bis 15 000, Januarzählungen nur 3 500 bis 9 000 Stück. Häufig auf dem Durchzug: im März 1965 schätzte Kumerloeve auf dem Amik-See zwischen 10 000 bis 20 000 oder mehr Löffelenten, aber auch Mitte Dezember 1964 kam er auf 8 000 bis 10 000 Stück.

Netta rufina. Eine keineswegs seltene Erscheinung im Winter, am ehesten am Eğridir/Hoyran-See und am Karamik-See, hingegen nur selten in den Mittelmeerdeltas. Anzahl etwa zwischen 700 und 5 400 schwankend.

Aythya ferina. Ist die am häufigsten in Anatolien vorkommende Tauchente. Im Herbst viel Durchzug und weithin anzutreffen. Novemberzählungen ergaben 70 000 bis 83 000, Januarkontrollen 37 000 bis 43 000 Tafelenten. Im Januar 1973 wurde mit rund 97 000 Stück ein extrem hoher Bestand festgestellt. Nach Kumerloeve Mitte Dezember auf dem Amik-See etwa 10 000 Exemplare.

Aythya nyroca. Exakte Zählungen werden durch die verborgene Lebensweise der Moorente sehr erschwert. Maximal konnten bis rund 200 Stück festgestellt werden (Eber-, Karamik-, Balik-See und Meriç-Delta).

Aythya fuligula. Wintergast in stark wechselnder Anzahl: zwischen 3 500 und 20 000 schwankend. Große Konzentration wurde auf den Seen Hoyran/Eğridir, Karamik und Çavuşçu angetroffen. Kumerloeve zählte un schätzte auf dem Amik-See Mitte Dezember 1964 mindestens 8 000 Reiherenten. Auch an der Schwarzmeerküste ist die Art häufig vertreten, besonders in Hafennähe, wo ihre Zahl oft mit der Größe der Stadt korreliert (Kumerloeve erwähnt eine solche Ansammlung Ende Nov. im Hafen Ordu).

Bucephala clangula. Wintergast in sehr geringer Anzahl, am ehesten an der Schwarzmeerküste, nur vereinzelt in Inneranatolien. Im Mittelmeerbereich in neuerer Zeit bisher nicht festgestellt (s. Kumerloeve 1961).

Melanitta fusca. Wintergast in geringer Zahl an der Schwarzmeerküste. Keine quantitative Erfassung. Für Inneranatolien nur 1 Feststellung bekannt: am 10. I. 1973 27 Samtenten auf dem Burdursee (Koning & Dijksen).

Oxyura leucocephala. In Kleinasien befinden sich die wichtigsten Überwinterungsgebiete für den gesamten euro-asiatischen Brutbestand: vornehmlich auf dem Burdur Gölü, in kleineren Trupps auch auf den benachbarten (und ebenfalls alkalinen) Yarişli- und Bayindir-Seen. Im Januar 1973 wurden rund 9 100 Ruderenten gezählt. Zweifellos braucht die Art einen sehr speziellen Biotop, dessen Struktur noch nicht ausreichend bekannt ist. Während des Durchzugs fehlt sie auch anderswo nicht, z. B. auf dem Amik-See und anderen Gewässern, wo auch Nisten keineswegs ausgeschlossen zu sein scheint (Kumerloeve 1970).

Mergus merganser. Seltener Wintergast, von dem hier nur zwei Nachweise genannt werden können: 3 Gänsesäger am 19. I. 1971 auf Gölhisar, einer am 1. I. 1973 auf dem Balik Gölü.

Mergus serrator. Nicht seltener Wintergast an den Meerengen, besonders zur Schwarzmeerküste hin. Einmal am Tuzla-See im Seyhan-Delta angetroffen (ähnlich am 9./11. XII. 1964 ein Mittelsäger auf dem Seyhan und auf dessen Stausee; Kumerloeve 1970).

Mergus albellus. An westanatolischen Seen (Apolyont, Manyas) und beim thrakischen Büyük Cekmece ein spärlicher Wintergast; gezählt bis zu 1 300 Exemplare. In Zentralanatolien zwar regelmäßig, aber ziemlich vereinzelt.

Literatur

Johnson, A. R., & H. Hafner (1970): Winter wildfowl counts in South-east Europe and western Turkey. Wildfowl 21.

Koning, F. J., & L. J. Dijksen (1970, 1971, 1972): I. W. R. B. - mission to Turkey. Duplic. reports.

Kumerloeve, H. (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. Bonn. zool. Beitr. 12, Sonderbd.
— (1964): Zur Sumpf- und Wasservogelfauna der Türkei. J. Orn. 105.
— (1965): Erstnachweis der Rothalsgans, *Branta ruficollis* (Pallas), in der asiatischen Türkei. ibid. 106.
— (1966): Migration et hivernage sur le Lac d'Antioche (Amik Gölü, Hatay, Turquie). Coup d'oeil sur son avifaune nidificatrice actuelle. Alauda 34.
— (1967): Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Nordost- und Ost-Kleinasien. Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuasi B 32.
— (1970): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens und der europäischen Türkei. ibid. 35.

Sterbetz, J., & J. Szijj (1968): Das Zugverhalten der Rothalsgans, *Branta ruficollis,* in Europa. Vogelwarte 24.

Szijj, J.., & H. H. Hoekstra (1968): Report of the first I.W.R.B.-M.A.R. mission to Turkey, January and February 1967. I.U.C.N.-Publ. 12.

Vittery, E., et al. (1972): Bird Report 1968/1969. Orn. Soc. Turkey.

Wadley, N. J. P. (1951): Notes on the birds of central Anatolia. Ibis 93.

Samenvatting

Turkije bezit ongeveer 60 meren en deltas. Deze gebieden liggen in verschillende klimaatsgordels en vormen een zeer belangrijk overwinteringsgebied voor waterwild. Het International Wildfowl Research Bureau heeft de laatste jaren expedities uitgezonden om de meren op waterwild te inventariseren. De resultaten van vier januari-tellingen zijn weergegeven in tabel I. Het betreffen tellingen van gemiddeld zon 50 meren die samen 80 à 90 % van de in Turkije overwinterende watervogels herbergen.

Ongeveer 600.000 to 1,5 millioen stuks waterwild overwinteren in Turkije. De aantallen vogels fluktueren sterk van jaar tot jaar. Deze schommelingen houden verband met de weersgesteldheden.

Zeer belangrijk zijn 6 à 9.000 witkopeenden *(Oxyura leucocephala)* die op het meer Burdur overwinteren. Ook ganzen komen in grote aantallen voor. Zelfs bij strenge vorst weten zich te handhaven op het Centrale Plateau. Hun aantal *(Anser albifrons)* varieert tussen 50 en 100.000 Ex.

Summary

A report on winter wildfowl counts in the four periods of 1919/70 to 1972/73 on about 60 Turkish lakes and estuaries, concerning especially the 25 species of Ducks, Geese, Swans and *Mergus* sp. Apparently 80—90 % percent of all Anatidae, hibernating more or less regularly in Turkey, may be included. The Teal is the most frequent Anatid bird during the winter, with top numbers of 239 000 to about 315 000 specimens. Only the Coot (Rallidae) is regularly much more frequent. On the whole between 600 000 and one and a half million Anatid waterfowl may hibernate on the Turkish waters, a clear proof for the importance of them for bird life. Especially interesting the significance of the Burdur lake for the White-headed Duck: nearly the whole population may be assembled here. The number of Geese, in the first place White-fronted Goose, may fluctuate between about 50 000 and 100 000 specimens.

Anschrift des Verfassers: F. J. Koning, Belkmerweg 35, Burgervlotbrug N. H., Holland.

Naturschutz, Wildschutz und Jagdwesen in der Türkei

Von

Savni Huş, Istanbul

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Die Türken sind in der Tat ein die Natur sehr liebendes und ihr in Achtung verbundenes Volk. Die Wurzeln hierfür, die religiösen und geographischen Vorbedingungen und alles, was damit zusammenhängt, erstrecken sich bis in vorgeschichtliche Zeit, wie denn auch vor dem Islam in dem von den Türken angenommenen Glauben die Existenz eines göttlichen Wesens anerkannt wird und insgesamt gerechnet Berg, Fels, Wasser, Pflanze und Tier Teile der Natur sind. In der türkischen Mythologie, in der Volkskunde und in den schönen Künsten haben Baum und Wald mit ihren vielfachen Formen ihren hervorragenden Platz.

Türken haben Pferd, Hund, Schaf und Ziege zu Haustieren gemacht, durch die Veredelung zahlreicher Pflanzen der Landwirtschaft zu einer vorteilhaften Situation verholfen, der Welt von wildwachsenden Obstbäumen Kenntnis gegeben und sie verbreitet. Man weiß, daß in einer Periode der türkischen Geschichte das ästhetische Empfinden sowohl hinsichtlich der Wein- und Gartenbaukunst als auch der Blumenkultur einen großen Aufschwung erlebte und sehr verfeinert war. Man erinnert sich, daß dieser Zeitabschnitt mit dem Blumennamen „Tulpenzeitalter" symbolisiert wurde.

Bedauerlicherweise muß festgestellt werden, daß diese türkische Nationaleigenschaft im Vergleich zu früheren Zeiten beträchtlich abgenommen hat. In einzelnen Landstrichen sind kahlwerdende Berge, Ebenen, degenerierte Weiden und ungezähmt wegfließende Wildwässer Zeugen dieser traurigen Wirklichkeit geworden.

Die wertvollen Jagdtiere, welche die Wälder, Felder, Täler und die weiten Steppen bewohnen oder unter dem Himmel Anatoliens fliegen, die verschiedenen Fischarten, welche die Seen, Flüsse, Bäche und Teiche bereichern und verschönern, haben sich zunehmend vermindert.

Was die türkische Bodenstruktur betrifft, so ist sie, insgesamt gesehen, uneben, und die Böden sind zum größten Teil abschüssig. Die klimatischen Bedingungen sind an zahlreichen Orten ungünstig und hart. Bedauerlicherweise erfahren Forstwirtschaft, Viehzucht und Ackerbau gleichwohl nur unzureichende Schutzmaßnahmen, weshalb an zahlreichen Orten des Landes intensive Wasser- und Winderosionen auftreten.

So wie die Hauptnaturschätze Anatoliens, d. h. Boden, Wasser, Wald und Weide, seit urältesten Zeiten mißbraucht worden sind, so sind auch die auf dem Lande und im Wasser lebenden Jagdtiere in gleicher Weise ohne Obhut geblieben und in unbarmherziger Weise ausgebeutet worden. Besonders durch die technischen Neuerungen auf dem Gebiete der Jagdgeräte ist die Gefahr heraufbeschworen worden, daß viele unserer seltenen Jagdtierarten und Fische verschwinden und ausgerottet werden.

Verbotene Jagdarten wie die Hirschjagd im Winter in jeglicher Form, die Hasen- und Gazellenjagd im Autoscheinwerferlicht, die Wachteljagd mit Netz und Licht, die Entenjagd mittels Fallenstellen, die Fischjagd durch Vergiften des Wassers oder mittels Dynamit sind in der Türkei bedauerlicherweise sehr in Gebrauch gekommen.

Unter dem Gesichtspunkte, alle diese schlechten Beispiele der Vergangenheit aus dem Wege zu räumen und in dem Bestreben, den naturzerstörenden Bewegungen einen Riegel vorzuschieben, hat die Regierung der Türkischen Republik seit dem Jahre 1923 auf pädagogischem, kulturellem, sozialem und ökologischem Gebiete große Anstrengungen und Bemühungen unternommen.

Der Schutz der Naturschätze durch eine genau umrissene gesetzliche Regelung wurde erstmalig mit der Veröffentlichung des Landjagdgesetzes zur Sprache gebracht. Das gegenwärtig gültige Landjagdgesetz Nr. 3167 vom 5. Mai 1937 ist nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft weitgehend überholt und fehlerhaft und bedarf deshalb dringend der Neufassung. In vieler Hinsicht blieb es ein formales Dokument, das in der Praxis nicht oder nur ganz ungenügend befolgt wurde. Inzwischen sind zwar seit 1952 siebenmal neue Gesetzentwürfe oder sonstige Planungen vorbereitet worden, aber ein den jetzigen Anforderungen entsprechendes zufriedenstellendes Ergebnis konnte leider nicht erzielt werden.

Nur vom Landwirtschaftsministerium ist das Thema Jagd und Naturschutz eingehend behandelt worden, z. B. auf einer „Konferenz über das türkische Landjagdwesen" am 7./10. März 1966, an der 135 Delegierte der Universitäten, der sonstigen interessierten Institutionen und Abteilungen sowie der Jägervereinigungen teilnahmen. Hier wurde zur Vorlage im Parlament ein Gesetzentwurf vorbereitet, der folgende Themen bzw. Abschnitte betraf:

1. Jagdrecht und Jagdgenehmigung
2. Jagdbare Tiere und deren Gruppierung
3. Jagdzeiten, Jagdformen und Jagdgeräte
4. Jagdbezirke
5. Jagdnutzung, Jagdordnung und Jagdaufsicht
6. Verfolgung strafbarer Handlungen
7. Strafbestimmungen
8. Jagdvereinigungen und ihre Aufgaben
9. Bestimmungen über den Jagdtourismus
10. Sonstige Bestimmungen

Verglichen mit dem gegenwärtig noch gültigen Landjagdgesetz sind zahlreiche Abänderungen bzw. Verbesserungen bei der wissenschaftlichen und technischen Definition, bei den Vorschriften über die für die Bejagung freigegebenen Areale, über jagdliche Aufsicht und Kontrollen, über Jagdtiervermehrung und Jagdnutzung, über die Zuständigkeit der Jagdbehörden und über Strafbestimmungen in einer weit differenzierteren Form als bisher in Vorschlag gebracht worden.

Angefügt sind die von einer wissenschaftlichen Kommission festgelegten türkischen und dazu die lateinischen Namen der in der Türkei mit Gewißheit vorhandenen Jagdtiere. Dieser Entwurf befindet sich leider noch immer in der Parlamentsvorlage und hat also bisher keine Gesetzeskraft erlangt.

Mit dem türkischen Naturschutz zusammenhängende Gesetze und Organisationen

Allmählich begann man in der Türkei, sich mit dem Naturschutz als einer fortschrittlichen, sozialen und kulturellen Bewegung zu befassen und ihre ideellen Grundlagen zu verstehen. Durch verschiedene Schriftsteller, die etwa seit 1940 hierüber in ihren Werken oder in Zeitschriften und Zeitungen berichteten, wurden diese Gedanken ins Volk getragen und auch die Behörden lebhaft angeregt.

Im engeren sachbezogenem Sinne wurde der Naturschutzgedanke erstmals 1956 in das Waldgesetz Nr. 6831 aufgenommen und zwar auf Grund eines für die Forstverwaltung maßgeblichen Gerichtsurteils über Nationalparke (Milli Parklar). Diesem Urteil entsprechend konnten die türkischen Nationalparke in Gebieten eingerichtet werden, die der Generalforstdirektion unterstehen.

Bisher wurden auf Grund des bereits erwähnten Gesetzes Nr. 6 831 11 Nationalparke gegründet, deren Gesamtfläche 110.926 Hektar beträgt. Es sind dies die folgenden:

Name	Verwaltungsbezirk
Karatepe-Aslantaş	Adana
Yozgat Çamliği	Yozgat
Soğuksu	Ankara
Termessus	Antalya
Manyas-Kuşcenneti	Balikesir
Uludağ	Bursa
Tunceli-Munzur vadisi	Tunceli
Kovada Gölü	Isparta
Spil daği	Manisa
Kuşadasi-Samsundaği (Dilek yarimadasi)	Aydin
Yedigöller	Zonguldak

Für ihre Belange ist eine eigene Nationalparkverwaltung geschaffen worden mit wissenschaftlichem und administrativem Personal und mit über die Türkei verteilten Gebietsleitern, die ihrerseits den Oberforstdirektionen zugeordnet sind. Außerdem wurden für die Bevölkerung 145 Erholungs- und Wandergebiete eingerichtet.

Neben diesen direkt oder indirekt mit Natur- und Wildschutz befaßten staatlichen Institutionen beteiligen sich hieran seit längerer oder kürzerer Zeit auch private Organisationen oder Vereine. Als erster ist der bereits 1912 gegründete „Türkiye Hayvanlari Koruma Cemiyeti" (Türkischer Tierschutzverein) zu nennen, weiter z. B. der „Adalari Güzelleştirme Cemiyeti 1926" (Insel-Verschönerungsverein von 1926, der sich um die Marmara-Inseln kümmert), der „Türkiye Ağaç Sevenler Cemiyeti 1928" (Verein der Baumfreunde von 1928), der „Istanbulu Sevenler Cemiyeti 1941" (Verein der Freunde Istanbuls von 1941), ferner die sehr verdienstliche „Türk Biyoloji Derneği 1950" (Türkische Biologie-Gesellschaft, Istanbul), die an der Universität Izmir-Burnabat tätige „Tabiati Koruma ve Tanitma Türk Gençlik Teşkilâti 1964" (Türkische Jugendorganisation für Naturschutz und Naturerkenntnis 1964), schließlich die „Türk Ornitoloji Derneği 1968" (Türkische Ornithologische Gesellschaft von 1968), die „Istanbul Hayvanat Bahçesi Kurma ve Yaşatma Derneği 1968" (Gesellschaft zur Gründung und Erhaltung des Istanbuler Tierparks 1968) und insbesondere die bereits 1955 in Ankara gegründete und durch Filialen auch in anderen Vilayets vertretene „Türkiye Tabiatini Koruma Cemiyeti" (Türkische Gesellschaft für Naturschutz).

Zweifellos werden die unter Mitwirkung der genannten Institutionen und Organisationen vorbereiteten Gesetzentwürfe, sobald sie Gesetzeskraft erlangt haben, eine sehr notwendige Reform von großer Bedeutung herbeiführen.

In diesem Zusammenhang sind neben der Tätigkeit einheimischer Naturwissenschaftler und der genannten amtlichen und privaten Institutionen auch die Bemühungen ausländischer Wissenschaftler und Organisationen bedeutungsvoll, die sich in den letzten Jahrzehnten mit Naturschutz und besonders eingehend mit der türkischen Fauna beschäftigt haben. Verwiesen sei z. B. auf die internationale „Wetlands"-Konferenz der UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) vom 9.—13. Okt. 1967 mit ihren weitreichenden Beschlüssen, die auch die türkischen „wetlands" in das große MAR-Projekt einbeziehen. Erinnert sei ferner an die internationale Vogelschutzkonvention, die bereits 1956 von türkischen Vertretern unterschrieben und vom Parlament ratifiziert wurde.

Um den Schutz und die Vermehrung der in ihrer künftigen Existenz besonders gefährdeten Tierarten, vornehmlich z. B. von

Damhirsch	*(Dama dama)*
Rothirsch	*(Cervus elaphus)*
Reh	*(Capreolus capreolus)*
Bezoarziege	*(Capra aegagrus)*
Gemse	*(Rupicapra rupicapra)*
Anatolisches Wildschaf	*(Ovis ammon anatolica)*
Kropfgazelle	*(Gazella subgutturosa)*
Panther	*(Panthera pardus tulliana)*
Karakal	*(Caracal caracal)*
Luchs	*(Lynx lynx)*
Waldrapp	*(Geronticus eremita)*
Edel-Fasan	*(Phasianus colchicus)*
Königshuhn	*(Tetraogallus caspius)*
Halsbandfrankolin	*(Francolinus francolinus)*
Kaukasisches Birkhuhn	*(Lyrurus mlokosiewiczi)*
Zwerg- u. Großtrappe	*(Otis tetrax orientalis und Otis tarda)*
Forelle	*(Salmo trutta)*

sicherzustellen, sind auf Anordnung des Türkischen Forstministeriums (Orman Bakanliği) durch die Generalforstdirektion (Orman Genel Müdürlüğü) 16 Wildreservate und weitere 8 speziell der Jagdtiervermehrung (z. B. des nur noch in einem Restbestand vorhandenen Damwildes) dienende Reservate eingerichtet worden, deren Zahl möglichst noch vermehrt werden soll. Außerdem ist in jedem Nationalpark ein Wildgehege für die besonders bedrohten Arten angelegt worden, z. B. im Kuşadasi-Samsundaği-Nationalpark für den Leoparden, im Yedigöller Nationalpark für Rothirsch und Reh, im Karatepe-Aslantaş-Nationalpark für Rehwild und Halsbandfrankolin usw. Auch z. B. Greifvögel genießen hier Schutz, in Birecik am Euphrat ist man an der Erhaltung der Brutkolonie des seltenen Kelaynak (Waldrapp) sehr interessiert, und soweit in Reservaten und Nationalparks geeignete Gewässer vorhanden sind, findet die Bachforelle erfolgreiche Hege.

Ebenfalls der Förderung des Natur- und Wildschutzes soll die etwa 72 ha große Anlage dienen, mit deren Aufbau im Tierpark Istanbul unter der Regie der bereits erwähnten Tierparkgesellschaft begonnen worden ist. Ihre spezielle Aufgabe wird sein, alle in der Türkei gefährdeten und deshalb sehr schutzbedürftigen Säugetiere, Vögel, Reptilien und Amphibien der Öffentlichkeit in schönen Exemplaren zu zeigen und zugleich um entsprechende Nachzuchten bemüht zu sein.

Unter den ausländischen Wissenschaftlern, die sich erfolgreich um Faunistik, Tiergeographie und Naturschutz in der Türkei bemüht haben, an dieser Stelle voll Dankbarkeit Herrn Museumsdirektor Dr. Kumerloeve zu nennen, ist für uns Türken eine Pflicht. In langjähriger begeisterter Hingabe hat er (erstmals 1933 und dann zwischen 1953 und 1969) bei ausgedehnten wissenschaftlichen Forschungsreisen die einschlägigen Verhältnisse und Probleme in nicht zu übertreffender Tiefe untersucht und die Literatur über die türkische Vogelwelt, über unsere Säugetiere und über den Natur- und Wildschutz durch zahlreiche Veröffentlichungen verdienstvoll bereichert. In diesen hat er die Faktoren aufgezeigt, welche für die Schaffung eines fortschrittlich-modernen Gesetzes zur Erhaltung der Natur und der Jagdtiere bestimmend sind, und durch seine wohlberechtigten Kritiken den hierüber Arbeitenden einen sehr guten Wegweiser gegeben. Mit äußerster Sorgfalt hat er dabei die in unserem Lande von der Ausrottung bedrohten Vögel und Säugetiere in ihrer Entwicklungsgeschichte und ihrem heutigen Status untersucht und die zu ihrem Schutze notwendigen Maßnahmen dargelegt.

In der fachlichen Weltliteratur hat Dr. Kumerloeve damit eine bisher über die Türkei bestehende Lücke überzeugend ausgefüllt, ungenügend bekannte Tatsachen ergänzt, irrige Vorstellungen korrigiert und sich selbst damit einen sehr bedeutenden Platz geschaffen.

Deshalb möchte ich auch persönlich dem mir wohlbekannten Gelehrten für seine unvergeßlichen und erfolgreichen Bemühungen und Verdienste um die Tierwelt unseres Landes zu seinem 70. Geburtstage meinen Dank aussprechen und ihm noch viele erfolgreiche Jahre wünschen!

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Savni Huş, Lehrstuhl für chemische Verwertung forstl. Produkte der forstl. Fakultät, Büyükdere — Istanbul, Türkei.

Zur Kenntnis des iranischen Wüstenwarans, *Varanus griseus*

Von

ROBERT MERTENS
Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Obwohl der allbekannte, von Nordafrika bis weit nach Südwest-Asien verbreitete Wüstenwaran, *Varanus griseus* (Daudin 1803), der einzige Vertreter der Untergattung *Psammosaurus* Fitzinger 1826, erheblich zur geographischen Variabilität neigt, hat man erst vor nicht allzulanger Zeit angefangen, von ihm Unterarten zu unterscheiden. Auf Grund von Merkmalen, die sich vor allem auf die Schwanzform und Zeichnung beziehen, habe ich (1954) 3 Unterarten aufgestellt: die Nominatrasse (von Nordafrika bis zur Arabischen Halbinsel), *caspius* Eichwald 1831 (vom Ostufer des Kaspisees und Iran bis weit in die asiatische USSR) und *koniecznyi* Mertens 1954 (Pakistan, vermutlich auch Nordwest-Indien). Diese Einteilung haben jedoch leider nur die wenigsten Autoren beachtet.

Nun hat Tuck (1971, Abb. 9) in seiner Arbeit über die Amphibien und Reptilien von Iran im US National Museum einen recht eigenartigen Waran unter dem Namen *Varanus griseus* abgebildet, über dessen Artzugehörigkeit ich zunächst im Unklaren war. Auf der Abbildung war keine Zeichnung des Tieres zu erkennen, wohl aber der seitlich stark zusammengedrückte Schwanz und eine eigenartige, stachlig wirkende Beschuppung des Nackens. Das große Tier (USNM 160302) hat Tuck unweit des iranischen Küstengebietes am Persischen Golf erbeutet. Der Sammler war so freundlich, mir den Waran als Leihgabe zu schicken.

Das leider ziemlich abgemagerte Stück erwies sich tatsächlich als ein Wüstenwaran, *Varanus griseus*. Was aber fremdartig wirkte, war die erwähnte, ausgesprochen stachlige Beschuppung des Nackens (Abb. 1, 2). Sie erinnerte tatsächlich an die von *Varanus rudicollis*: die Ähnlichkeit mit diesem war in der Tat so groß, daß nicht weniger als drei meiner Mitarbeiter beim ersten Anblick des Warans ganz unabhängig voneinander ihn einen „Rauhnackenwaran" nannten! Die stark zugespitzten und daher stachligen Schuppen sind besonders hoch an den Nackenseiten: ihre Höhe kann 6,5 mm erreichen, ihr ovaler Durchmesser an der von Körnchenschuppen umgebenen Basis bis 5,5 x 4,5 mm betragen. Ihre Seiten lassen eine feine, senkrechte Längsriefung erkennen. Eine derartig stachlige Nak-

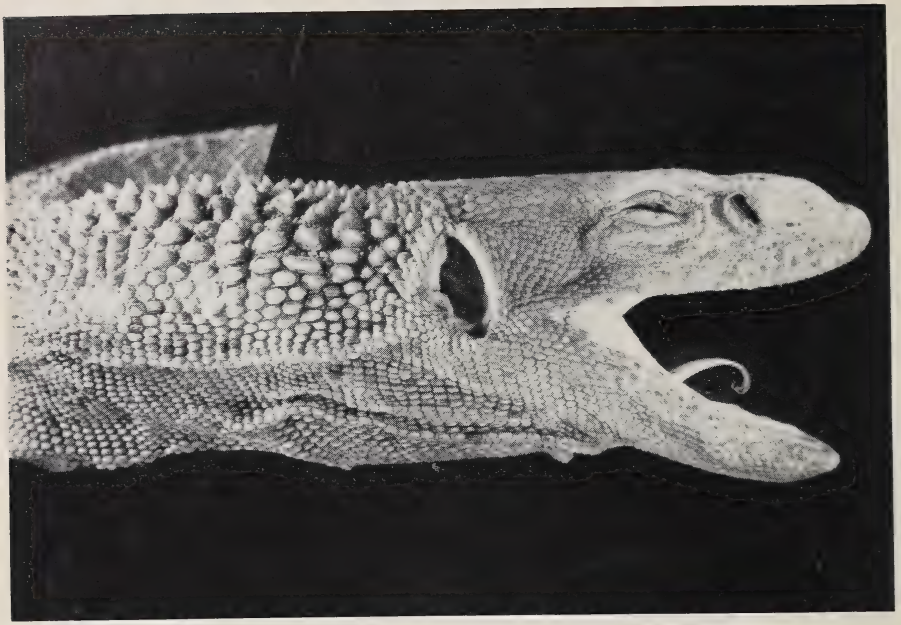


Abb. 1. Kopf und Hals von *Varanus griseus caspius*, USNM 160302, Iran. × 0,5.

kenbeschuppung war mir von *Varanus griseus* nicht bekannt, so daß ich im ersten Augenblick glaubte, eine neue Subspecies vor mir zu haben. Allein die Durchsicht der senckenbergischen Waransammlung belehrte mich, daß im Alter gerade *Varanus griseus caspius* offensichtlich die Neigung hat, auf dem Nacken hohe kegelförmige Schuppen auszubilden. So zeigt ein sehr großer Wüstenwaran (SMF 59637, O. Streck d. 1961; Kopf und Rumpf 55 cm, Schwanz unvollständig) aus der Wüste Karakum östlich des Kaspisees diese eigenartige Pholidose deutlich, wenn er auch vom etwas kleineren Iran-Tier darin sichtlich übertroffen wird. Außerdem hat letzteres eine etwas feinere Beschuppung des Hinterkopfes: die Zahl der Occipitalschuppen von Mundwinkel zu Mundwinkel beträgt hier 64, bei dem Karakum-Waran dagegen nur 54. Die starke seitliche Abplattung des Schwanzes dürfte teilweise auf den ausgehungerten Zustand der großen Echse zurückzuführen sein.

Die Maße des Iranwarans sind folgende: Kopf + Rumpf 51 cm, Schwanz 66 cm, Kopflänge 9,0, Kopfbreite 5,3, Kopfhöhe 3,9 mm, Vorderbein 14,5, Hinterbein 18,5 cm. Die Länge von Kopf + Rumpf ist 1,29 mal in der Schwanzlänge enthalten. Die Zahl der Schuppen rund um den Körper beträgt 142, die Zahl der ventralen Querreihen 120, beide fallen also in die Variationsbreite von *caspius*. Das gelbbräunliche Tier wirkt zeichnungslos; beim genaueren Hinsehen bemerkt man jedoch auf dem Rücken 5 verwaschene dunkle Querbänder, auf dem Schwanz etwa 12. Im Gegensatz dazu trägt der Karakum-Waran ein deutliches, für *caspius* bezeichnendes Muster: 6 dunkle Bänder auf dem Rücken, 12 auf dem unvollständigen Schwanz.

Da nun von *caspius* gelegentlich zeichnungslose Tiere erwähnt werden, ist auch der Iran-Waran bis auf weiteres zu *caspius* zu stellen und seine eigenartige Nackenbeschuppung als Altersmerkmal aufzufassen. Sein genauer Fundpunkt befindet sich am westlichen Fuße der Zagros-Berge im südwestlichen Iran: 30° 12′ N, 50° 47′ 0, 35 km östlich von Gachsaran in der Provinz Khuzistan. Weiter südlich im pakistanischen Grenzgebiete dürfte bereits die durch geringe Größe und Zahl der Querbänder ausgezeichnete Subspecies *koniecznyi* auftreten. Bei diesen mir zur Verfügung stehenden Tieren ist bereits eine leichte Neigung zur Ausbildung einer nuchalen Stachelbeschuppung erkennbar (vgl. Taf. 33, Abb. 2 bei Mertens 1954). Von dem Seistan-Waran (USNM 149140) ist nur das Skelett erhalten.

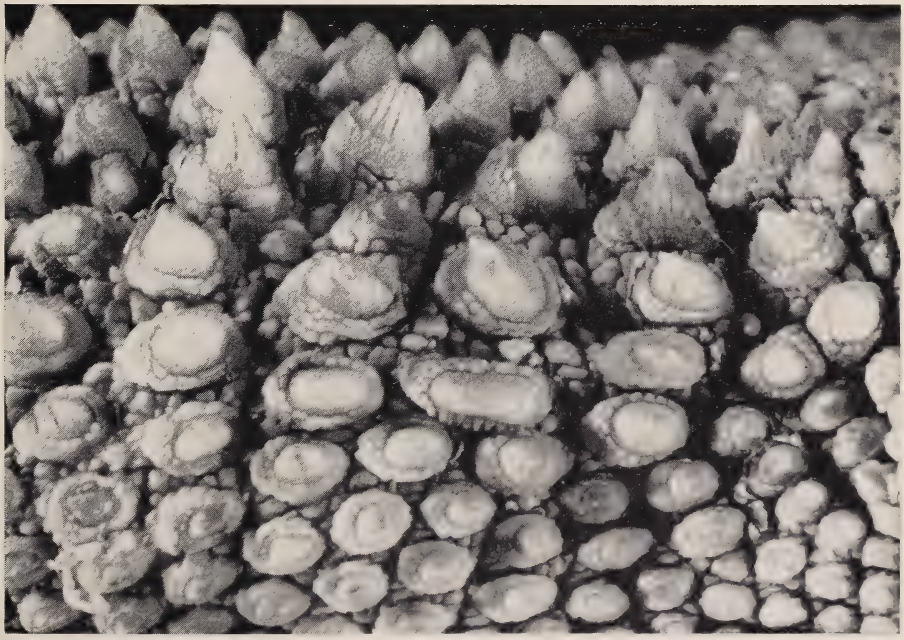


Abb. 2. Stachelschuppen am Nacken des gleichen Tieres wie auf Abb. 1; rechte Seite. × 3. (Aufnahmen Senck. Mus. E. Haupt).

Zusammenfassung

Es wird auf die kegelförmige, stachelige Nackenbeschuppung eines großen, so gut wie zeichnungslosen *Varanus griseus* mit seitlich stark abgeplattetem Schwanz aus dem Gebiet des Persischen Golfes im südlichen Iran hingewiesen. Das Tier ist bis auf weiteres als ein Vertreter der *caspius*-Unterart zu betrachten und seine eigenartige Nackenbeschuppung offenbar als Altersmerkmal zu deuten.

Summary

A strange and large *Varanus griseus* was collected in Southern Iran near the Persian Gulf. The specimen is almost without pattern. On the neck the scales are conical, nearly spiny, while the tail is flattened in a vertical plane. Until further notice the reptile should be regarded as a representative of the subspecies *caspius*, the strange scalation of the neck seems to depend on the age.

Schriften

Mertens, R. (1954): Über die Rassen des Wüstenwarans *(Varanus griseus)*. — Senckenb. biol., Frankfurt a. M., 35: 353—357, Taf. 33.

Tuck, R. (1971): Amphibians and Reptiles from Iran in the United States National Museum Collection. — — Bull. Maryland herp. Soc. 7: 48—86, 9 Abb. 23 Kart., 1 Tab.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. R. Mertens, Forschungsinstitut Senckenberg, 6 Frankfurt/M. 1, Senckenberganlage 25.

Zur Säugetierfauna des afghanischen Pamir und des Wakhan

Von CLAS NAUMANN [1]) und JOCHEN NIETHAMMER [1])

Zoologisches Museum Kabul und Zoologisches Institut der Universität Bonn

Herrn Dr. Hans Kumerloeve, dem nimmermüden Erforscher vorderasiatischer Säugetiere, mit herzlichem Glückwunsch zum 70. Geburtstag gewidmet

Anders als im russischen Pamir blieb die Tierwelt des afghanischen Wakhan-Korridors bis in die jüngste Vergangenheit nahezu unbekannt, weil dies Gebiet für Ausländer fast unzugänglich war (s. Abb. 1). Als wohl erste Zoologen konnten E. Kullmann und J. Niethammer vom 2. bis 13. 9. 1965 den westlichen Teil des Großen Pamir erkunden (Kullmann 1968). An der deutschen zoologisch-botanischen Expedition 1971, die von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt wurde, nahmen als Zoologen E. Arghandewal, G. Ebert, C. Naumann und G. Nogge teil. Auf private Initiative konnten das Ehepaar Brade, Kh. Habibi, C. Naumann und R. Petocz 1972 über bisher unbegangene Routen im Großen Pamir bis zum Zor Kol (Victoriasee) und von dort über mehrere, knapp 5 000 m hohe Pässe in den Kleinen Pamir gelangen. Die Reiserouten von 1971 und 1972 sind in Abb. 2 eingetragen. Im vorliegenden Bericht wollen wir Belege über Säugetiervorkommen und ökologische Beobachtungen dieser drei Reisen zusammenfassen. Wenn ohne weiteren Zusatz, stammen die Daten aus dem Jahre 1965 von J. Niethammer (J. N.), die aus den Jahren 1971 und 1972 von C. Naumann (C. N.).

Das behandelte Gebiet (Abb. 2) kann in drei Hauptbezirke gegliedert werden:

1. „Wakhan"-Landschaft: unteres Wakhan-Tal von Qala-e-Pandja (2 800 m) im Westen, dem östlichsten, noch mit Geländewagen oder LKW erreichbaren Ort, bis Langar (3 500 m) im Osten. Nach Süden bildet die hier 5 000—6 000 m hohe Kette des zentralen Hindukusch, nach Norden das Massiv des zum Tal steil abfallenden Großen Pamir die Grenze.

2. Großer Pamir: Gebirge nördlich des Wakhan-Tales, das die mit etwa 6 200 m höchsten Gipfel des Gebiets enthält und in seinem Zentralteil vergletschert ist. Nach Norden und Nordwesten fällt der Große Pamir sanft zum Tal des Pamir-Flusses ab, der im Zor Kol entspringt, dem von dem Engländer Wood im Februar 1838 erstmals besuchten „Victoria-See".

---

[1]) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

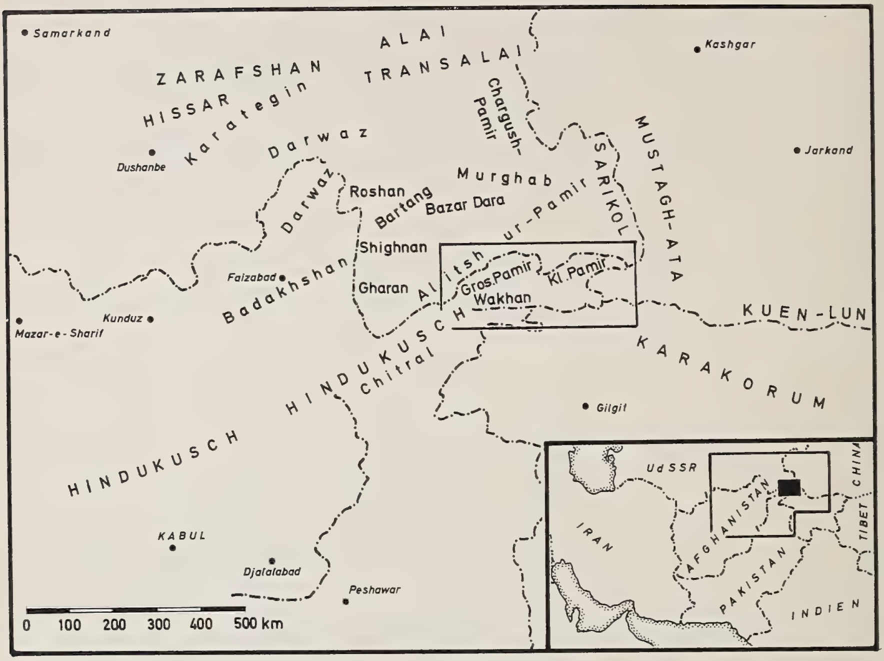

Samarkand
ALAI
TRANSALAI
ZARAFSHAN
HISSAR
Karategin
Chargush-Pamir
Kashgar
Dushanbe
Darwaz
Darwaz
Roshan
Murghab
Bartang
Bazar Dara
Alitsh
ur-Pamir
SARIKOL
MUSTAGH-ATA
Jarkand
Shighnan
Faizabad
Badakhshan
Gharan
Gros.Pamir
Kl.Pamir
Wakhan
KUEN-LUN
Kunduz
Mazar-e-Sharif
HINDUKUSCH
Chitral
KARAKORUM
Gilgit
HINDUKUSCH
KABUL
Djalalabad
Peshawar
0 100 200 300 400 500 km
UdSSR
IRAN
AFGHANISTAN
PAKISTAN
INDIEN
TIBET
CHINA

Abb. 1: Übersichtskarte Afghanistans und der angrenzenden Gebiete Zentralasiens. Der Ausschnitt entspricht Abb. 2.

Die Flüsse der Nordflanke entwässern alle zum Daria-e-Pamir und haben sich bis zu 200 m tief in das dem Großen Pamir vorgelagerte Plateau eingeschnitten.

3. Kleiner Pamir: östlich an die beiden genannten Landschaften anschließender Teil des afghanischen Pamir-Zipfels. Der Wakhan geht oberhalb Langar nach Nordosten allmählich in den Kleinen Pamir über, dessen Talsohle im Mittel bei 4 000 m liegt. Hierher kann auch der obere Teil des Wakhan-Tales, das sogenannte Waghdjir-Tal, gerechnet werden.

Artenliste

1. *Crocidura russula:* 1 ♀, Baba Tangi, Wakhan, 3 000 m 4. 9. 1965, stark säugend, mit 8 Embryonen trächtig. Biotop: steiniges Ufer des Wakhan-Flusses. Richter (1970) hat das Tier als *Crocidura gueldenstaedti* publiziert, die nach anderen Autoren aber eine Unterart von *C. russula* ist und hier als solche geführt werden soll. Die von russischer Seite genannten *Crocidura pamirensis* und *C. werezkyensis* ziehen Ellerman and Morrison-Scott

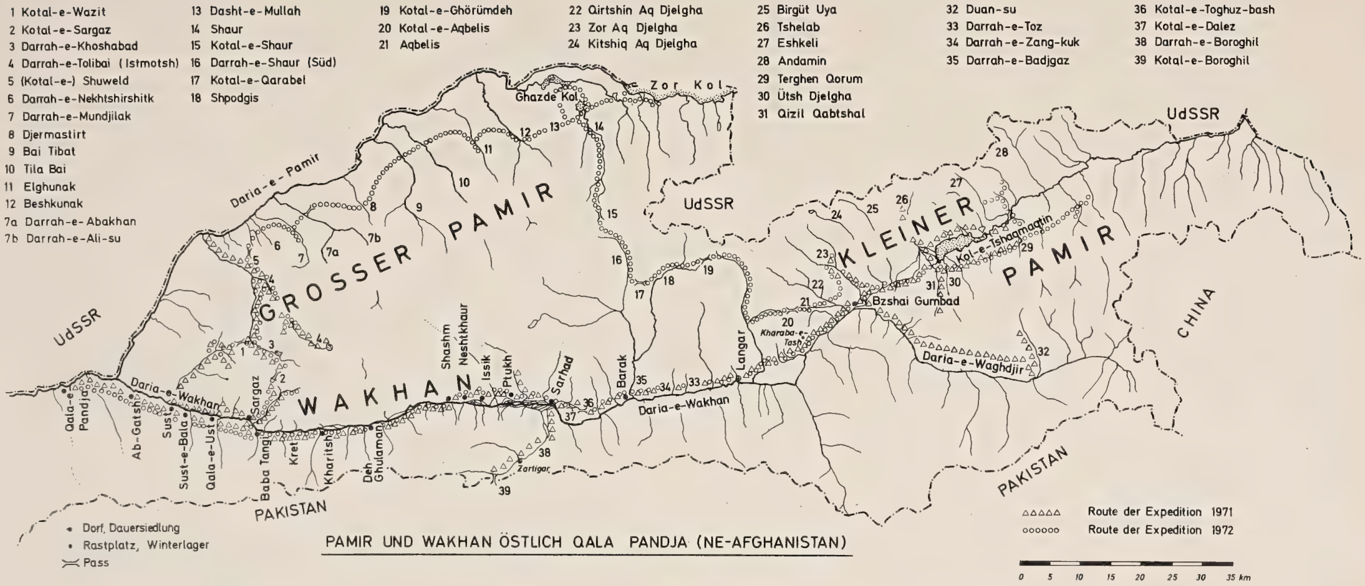

1 Kotal-e-Wazit
2 Kotal-e-Sargaz
3 Darrah-e-Khoshabad
4 Darrah-e-Tolibai (Istmotsh)
5 (Kotal-e-) Shuweld
6 Darrah-e-Nekhtshirshitk
7 Darrah-e-Mundjilak
8 Djermastirt
9 Bai Tibat
10 Tila Bai
11 Elghunak
12 Beshkunak
7a Darrah-e-Abakhan
7b Darrah-e-Ali-su
13 Dasht-e-Mullah
14 Shaur
15 Kotal-e-Shaur
16 Darrah-e-Shaur (Süd)
17 Kotal-e-Qarabel
18 Shpodgis
19 Kotal-e-Ghörümdeh
20 Kotal-e-Aqbelis
21 Aqbelis
22 Qirtshin Aq Djelgha
23 Zor Aq Djelgha
24 Kitshiq Aq Djelgha
25 Birgüt Uya
26 Tshelab
27 Eshkeli
28 Andamin
29 Terghen Qorum
30 Ütsh Djelgha
31 Qizil Qabtshal
32 Duan-su
33 Darrah-e-Toz
34 Darrah-e-Zang-kuk
35 Darrah-e-Badjgaz
36 Kotal-e-Toghuz-bash
37 Kotal-e-Dalez
38 Darrah-e-Boroghil
39 Kotal-e-Boroghil
GROSSER PAMIR
KLEINER PAMIR
WAKHAN
UdSSR
UdSSR
UdSSR
CHINA
PAKISTAN
PAKISTAN
Daria-e-Pamir
Ghazde Kol
Zor Kol
Daria-e-Wakhan
Daria-e-Wakhan
Daria-e-Waghdjir
Kol-e-Tshaqmaqtin
Bzshai Gumbad
Kharaba-e-Tash
Langar
Barak
Sarhad
Ptukh
Issik
Neshtkhaur
Shashm
Deh Ghulaman
Kharitsh
Kret
Baba Tangi
Sargaz
Qala-e-Ust
Sust-e-Bala
Sust
Ab-Gatsh
Qala-e-Pandja
Zartigar
• Dorf, Dauersiedlung
• Rastplatz, Winterlager
Pass
ΔΔΔΔΔ Route der Expedition 1971
○○○○○○ Route der Expedition 1972
0 5 10 15 20 25 30 35 km
PAMIR UND WAKHAN ÖSTLICH QALA PANDJA (NE-AFGHANISTAN)

Abb. 2: Fundorte und Reiserouten der Pamir-Expedition 1971 und 1972

ebenfalls zu *C. russula*, wogegen Bobrinskij et al. für den russischen Pamir anstelle von *C. russula C. pergrisea* angeben. *C. pergrisea* ist schwer von einer 1970 für afghanische Gebirge gemeldeten Art, *C. zarudnyi*, zu trennen (Hassinger 1970). Ob die Pamir-Spitzmäuse tatsächlich zu *C. russula* gehören und ob die Belegstücke von afghanischer und russischer Seite konspezifisch sind, ist damit noch nicht einwandfrei geklärt.

2. *Canis lupus*: Der Wolf ist offensichtlich überall häufig. Am 9. 9. 1965 wurde nachts ein Steinbock in unmittelbarer Nähe unseres Lagers bei 4 000 m im Tolibai-Tal gerissen. Das Heulen eines Wolfsrudels konnten wir in jener Nacht hören. Am 7. 9. 1965 sah Kullmann ein Rudel im oberen Tolibai-Tal (Kullmann 1968). Im gleichen Gebiet beobachteten wandernde Wakhis im August 1972 vereinzelt Wölfe.

Vermutlich wurden die Marco-Polo-Schafe, deren Reste in den mittleren Talbereichen, im Wintereinstandsgebiet, häufig zu finden sind und denen meist Unterkiefer und Extremitätenknochen fehlen, von Wölfen erbeutet.

Nach den Berichten der Kirghisen ist der Wolf auch im Kleinen Pamir häufig. Der österreichische Filmjournalist H. Lechenperg erhielt 1964 einen Jungwolf aus dem Kleinen Pamir von Kirghisen zum Geschenk.

Am 6. 7. 1971 konnte C. N. am Eingang des Boroghil-Tales südlich Sarhad im Wakhan einen auffallend dunklen Wolf beobachten.

3. *Vulpes vulpes*: Alle bisherigen Beobachtungen stammen aus dem Großen Pamir: 1965 fand J. N. im Tolibai-Tal Fuchslosung mit Haaren und einer Wühlmausmandibel. Nogge sah am 6. 8. 1971 im gleichen Gebiet 3 Füchse bei etwa 4 500 m (Naumann und Nogge 1973). Am 16. 8. 1972 bemerkten das Ehepaar Brade und C. N. bei Shaur in der Nähe des Zor Kol bei einem Kirghisen ein Sommerfell, das aus der Umgebung stammen sollte. Der Fuchs war allen befragten Einheimischen bekannt und hat im Wakhi wie im Kirghisischen seinen eigenen Namen (Tab. 3). Sicherlich kommt er auch im Wakhan und im Kleinen Pamir vor.

4. *Ursus arctos:* Der Braunbär scheint am häufigsten im Tolibai-Tal und in den angrenzenden Tälern des Großen Pamir vorzukommen. Hier sah Kullmann 1965 ein ausgewachsenes Exemplar bei 4 600 m und erlegte ein heute im Museum Kabul aufgestelltes Jungtier in Lagernähe bei etwa 4 000 m (Kullmann 1968). Wie C. N. von den Wakhis aus Sargaz und Umgebung hörte, leben im Tolibai-Tal seit einigen Jahren ständig Bären, wogegen sie sonst recht selten geworden zu sein scheinen. Im August 1972 sahen C. N. und Brades im Lager des Kirghisenfürsten Rahman Qul im Kleinen Pamir ein helles Bärenfell.

5. *Martes foina:* Steinmarder kommen nach Aussagen der Wakhis bei Qala-e-Pandja im unteren Wakhan-Tal vor. Allerdings erwies sich ein als „da-

lakhafak" (persischer Name des Steinmarders) angebotenes Fell als das einer Hauskatze. Andererseits würde die Angabe aber gut zur bekannten Verbreitung des Steinmarders auf russischer Seite passen.

6. *Mustela erminea*: Bisher nur ein unvollständiges Exemplar aus dem Kleinen Pamir bekannt, das Kirghisen in ihrem Jurtenlager bei 4 100 m erbeutet hatten (Naumann und Niethammer, im Druck). Eine 1965 im Großen Pamir im Tolibai-Tal gefundene Wieselspur ist möglicherweise auf diese Art zu beziehen, doch ist auch mit dem Vorkommen von *Mustela altaica* und *M. nivalis* zu rechnen. Wiesel scheinen im Pamir nicht selten, da beide Landessprachen eigene Namen für sie kennen.

7. *Lutra lutra:* Im Wakhan-Tal beobachtete Niaz Mohammad, Präparator im Zoologischen Museum der Universität Kabul, als Teilnehmer der Expedition 1971 am 4. 7. 1971 einen Fischotter bei Sust-e-Bala. Nach Auskunft der Wakhis soll die Art ostwärts bis etwa Baba Tangi (3 000 m) vorkommen.

8. *Lynx lynx*: Der Luchs bevorzugt vermutlich tiefere Lagen als der Schneeleopard. 1971 erwarb C. N. ein aus dem Boroghil-Tal südlich Sarhad stammendes Fell für ein Diorama im Zoologischen Museum Kabul. 1972 sahen Brades und C. N. in Shaur ein Fell, das aus der Nähe dieses Tales stammen sollte.

9. *Uncia uncia*: Der Schneeleopard scheint im Gebiet noch relativ häufig zu sein. Brades und C. N. erwarben 1972 je ein Fell, das vom Koh-e-Baba-Tangi stammt und nach Kabul gebracht worden war. Im Kleinen Pamir sind in den letzten Jahren mehrfach Schneeleoparden im Tal Birgüt Uya beobachtet worden. Einer wurde 1971 von Abdul Wahid, dem zweiten Sohn des Kirghisenfürsten Rahman Qul in der Nähe seines Jurtenlagers Ütsh Djelgha erlegt. Das Fell wurde dem afghanischen König geschenkt. Rahman Qul selbst berichtete C. N. von einem Schneeleoparden, der sich vor einigen Jahren längere Zeit in der Nähe seines Lagers Terghen Qorum aufgehalten und auch Schafe gerissen habe.

Im Großen Pamir scheint der Schneeleopard seltener zu sein. Als Standorte wurden die Täler Ali-su, Bai Tibat und Tolibai angegeben.

10. *Capra ibex:* Steinböcke sind offenbar noch verbreitet. So finden sich im Großen Pamir überall Hinweise für ihr Auftreten, wenn sie hier auch seltener als die Marco-Polo-Schafe zu sein und höher zu stehen scheinen. Über einen von Wölfen im Tolibai-Tal (4 000 m) 1965 frisch gerissenen Steinbock wurde schon berichtet. Im gleichen Tal fand sich auch ein weiterer, älterer Schädel (Kullmann 1968). Im Kleinen Pamir sahen wir in nahezu allen besuchten Kirghisenlagern Gehörne, Felle oder Lederstücke. Im Wakhan beobachtete C. N. am 8. 7. 1971 eine Gruppe von 5—6 Böcken bei

Ptukh. Bei Sarhad wurden mehrfach Gehörne zum Kauf angeboten. Am 31. 8. 1972 überraschte C. N. eine Gruppe von mindestens 20 Tieren in der Nähe von Zang-Kuk, die offensichtlich zum Wasserschöpfen an den Fluß herabgestiegen war. In Langar sahen wir zahlreiche Gehörne auf Gräbern und in der Nähe der wenigen Steinhäuser. Brades und C. N. trafen hier am 31. 8. 1972 einen Wakhi, der einen Mantel aus etwa 5 ungegerbten Steinbockfellen trug. Die Tiere wollte er im Gebiet zwischen Langar und Sardah erlegt haben, wo sich im Winter vor allem bei Barak größere Rudel aufhalten sollen.

Steinböcke sollen gelegentlich auch von der russischen Seite her in den Kleinen Pamir überwechseln.

11. *Ovis ammon:* Das Pamir-Wildschaf, *O. a. polii,* ist eine der westlichsten Formen von Argalis, die sich nach Nadler et al. (1973) gegenüber den westlicheren Urials *(Ovis vignei)* auch durch den Besitz von 56 statt 58 Chromosomen abheben. Der gegenwärtige Stand sei hier nur zusammengefaßt, da eine ausführlichere Darstellung (Nogge und Naumann 1973) an anderer Stelle erscheint und ein besonders fundierter Bericht von R. Petocz zu erwarten ist, der 1971 und 1972 als Wildlife Consultant der Afghan Tourist Organization die Biologie und Ökologie der Pamir-Wildschafe eingehend studiert hat.

Das einzige ständige Vorkommen auf afghanischem Boden liegt im Großen Pamir im Bereich der Täler Wazit, Khoshabad, Tolibai, Mundjilak und Abakhan (Petocz 1971 und eigene Beobachtungen). Haus- und Wildschafe stehen teilweise in Nahrungskonkurrenz, da die Wakhis ihre Herden im Sommer bei etwa 3 800—4 2000 m in den Wintergebieten von *Ovis ammon polii* weiden lassen. Ausgenommen sind das Tolibai-Tal, für das der König ein Weideverbot erließ, und die Umgebung des schwer zugänglichen Wazit-Passes.

Entlang des Gebirgskammes wandern die Wildschafe zum Teil in russisches Gebiet. Vereinzelte Schädelreste findet man daher auch in den östlich Abakhan gelegenen Tälern des Großen Pamir.

Im Kleinen Pamir treten die Wildschafe regelmäßig im Spätsommer und Herbst von Rußland her auf afghanisches Gebiet über, bei ungünstigen Nahrungsverhältnissen wie 1971 in größerer Zahl. Im Waghdjir-Tal wurden in den letzten Jahren vereinzelt aus China zugewanderte Schafe beobachtet.

12. *Lepus capensis:* 1 ad., etwa 10 km östlich Kol-e-Tshaqmaqtin bei Terghen Qorum, Kleiner Pamir, 4 050 m, 27. 8. 1972, leg. Brade und C. N. Größte Schädellänge 85,0 mm, Palatinumbreite 6,0 mm, Mesopterygoidraum nicht einwandfrei meßbar, sicher aber über 6,0 mm. Schwanzrükken schwarz, Fell sehr weich, im Haarwechsel. Fußsohlen vorn etwa 15,

hinten 20 mm lang behaart. Die aufgeführten Daten sichern die Zugehörigkeit zu *L. capensis*. Kennzeichen von *L. oiostolus* bei Angermann 1967.

Der Kaphase scheint im ganzen Gebiet häufig zu sein und wurde von Petocz 1971 im Abakhan-Tal im Großen Pamir noch bei etwa 5 000 m festgestellt. Kullmann sah am 7. 9. 1965 einen silbergrauen Hasen bei 4 600 m oberhalb des Tolibai-Tales, einen weiteren am 11. 9. 1965 nahe Qala-e-Pandja (2 800 m). Weiter 1 ad. Shaur, 14. 8. 1972 (Brade). Kleiner Pamir: 1 ad. Zor Aq Djelgha bei Bzshai Gumbad, 23. 8. 1972 (Brade und C. N.); 2 ad. Kol-e-Tshaqmaqtin, 27. und 28. 8. 1972 (Brade und C. N.); 1 ca. 5 km nordöstlich Bzshai Gumbad, 22. 7. 1971 (Ebert und C. N.); 1 juv. Aqbelis, 21. 8. 1972 (Brade und C. N.). Wakhan: 1 ad., 1 juv. Langar, 11. und 22. 7. 1971 (Ebert, C. N. und Nogge).

13. *Ochotona macrotis*: Der einzige, sicher bestimmte Beleg stammt von 4 200 m im Tolibai-Tal (Naumann und Niethammer, im Druck). Wahrscheinlich gehören aber alle im behandelten Gebiet lebenden Pfeifhasen zu *O. macrotis*. Die bisherigen Beobachtungen beschränken sich auf den Wakhan und den Großen Pamir: Petocz sah Pfeifhasen im September 1971 im Abakhan-Tal bis 4 800 m. Kotpillen und einige, offenbar aus Uhugewöllen stammende Schädelreste fand J. N. 1965 nahe dem Fangplatz des Belegs bei 4 000 m im Tolibai-Tal. Im Wakhan-Tal begegneten C. N. und Nogge vereinzelt *Ochotona* bei Ptukh und Sarhad.

14. *Marmota caudata:* 1 juv., 1 ad., 6. 9. 1965; 4 000 m; 1 juv., 8. 8. 1972, 4 200 m, alle Tolibai-Tal.

Im ganzen Gebiet zwischen 3 300 und 4 800 m häufig. Den Murmeltieren, die bisher von Wakhis und Kirghisen kaum behelligt wurden, wird neuerdings ihres Felles wegen nachgestellt. Der Kabuler Händler Abdul Wahab hat sich sogar ganz auf Murmeltierfelle spezialisiert, die er für 8 bis 10 Afghani aufkauft und exportiert. Das Fett verwenden die Kirghisen gegen Rheuma.

Wakhan: in allen 1971 und 72 besuchten Seitentälern häufig, im Wakhan-Tal selbst auf den Pässen um Sarhad massenhaft.

Kleiner Pamir: Beim Ritt von Langar nach Bzshai Gumbad am 12. 7. 1972 zählte C. N. etwa 150 Tiere. Er fand zahlreiche Baue am Westufer des Kol-e-Tshaqmaqtin.

Großer Pamir: überall häufig, so 1965 zwischen 3 500 und 4 500 m im Gebiet des Tolibai-Tales.

Hier gehen die im gleichen Jahr geborenen Jungtiere offenbar noch halbwüchsig in den Winterschlaf. Größte Schädellänge beim Jungtier vom 8. 8. 61 mm, vom 6. 9. 73 mm, hingegen bei dem mindestens vorjährigen Stück 92 mm. Bei dem Augusttier ist von den dritten Molaren noch nichts zu sehen, sie sind zwar bei dem Jungtier aus dem September schon durchgebrochen, haben aber noch nicht ihre volle Höhe erreicht. Der Winterschlaf dürfte im September einsetzen. So konnten Brade und C. N. auf dem Rückritt vom Tshaqmaqtin-See nach Qala-e-Pandja bereits Ende August nur noch vereinzelt Murmeltiere sehen. Die Kirghisen meinten, die Murmeltiere hätten bereits ihre Winterruhe begonnen und kämen vor April bis Mai höchstens noch ganz sporadisch aus den Bauen. Am 6. und 7. 9. 1965 waren sie aber im Tolibai-Tal noch häufig und bis zum Rückmarsch am 10. 9. auch nach einem Schneefall noch aktiv.

Die erlegten und etwa 50 im Freiland 1965 im Tolibai-Tal beobachteten Murmeltiere zeigten ausnahmslos die für *M. c. aurata* charakteristische, hellbraune Bauchfärbung. Die für die zentralafghanische *M. c. dichrous* bezeichnende kastanienbraune Färbung wurde in keinem Fall registriert. Dagegen waren alle der etwa 30 am Salang-Paß daraufhin angeschauten Murmeltiere (J. N. 1966) *dichrous*-gefärbt. Dies deutet auf eine sehr scharfe Merkmalsgrenze.

Vereinzelt werden im Pamir Weißlinge beobachtet. Dr. Petosz (Kabul) konnte 1971 sogar ein Pärchen weißer Murmeltiere im Großen Pamir fotografieren. Von einem Tier, das im Frühjahr 1972 in Tal Birgüt Uya im Kleinen Pamir geschossen worden war, konnte C. N. das Fell erwerben. Auf die Ferne mag es fast weiß wirken, doch sind die Grannenspitzen schwarz und die Anfänge der anschließenden Bindenregion gelblich, erst der darauf folgende Haarteil bis auf etwa 5 mm grauer Basis rein weiß. Ein weiteres Fell unbekannter Herkunft, das ein Händler im Pamir erworben hatte, sah C. N. in Kabul in dessen Besitz. Wie C. N. mehrfach berichtet wurde, sind weiße Murmeltierfelle bei vornehmen Kirghisen als Handschuhmaterial besonders beliebt.

15. *Apodemus sylvaticus:* 1 juv. bei Qala-e-Pandja, 2 800 m, 4. 9. 1965 (Niethammer 1969), fing sich in einem Gebüschstreifen am Rande der kultivierten Talsohle.

16. *Cricetulus migratorius*: Wie die Waldmaus ist auch der Zwerghamster vermutlich auf die tieferen Lagen des Wakhan beschränkt (Tab. 1). Hier dominierte er im Kulturland, fing sich sogar in Häusern, aber auch unter Steinen am gerölligen Flußufer.

17. *Alticola roylei*: Bisher nur für Qala-e-Pandja und das Tolibai-Tal nachgewiesen (Niethammer 1970; Tab. 1), hier allerdings in allen besammelten Höhen, soweit spaltenreicher Fels oder Blockhalden vorhanden waren.

18. *Microtus juldaschi*: Die einzigen Belegstücke stammen aus dem Tolibai-Tal (Niethammer 1970; Tab. 1). Obwohl C. N. zehn Nächte lang Fallen in für die Art typischen Gangsystemen stellte, konnte er 1972 kein Tier

dieser Art fangen. Möglicherweise hat der trockene Sommer 1971 einen Tiefstand verursacht. Von *Alticola* ökologisch scharf getrennt und nur auf Wiesen und Matten.

Tab. 1. Anzahl der 1965 im Wakhan und im Großen Pamir gesammelten Kleinsäuger an den verschiedenen Fangstellen. *C. r.* = *Crocidura russula; O.* = *Ochotona macrotis: A. s.* = *Apodemus sylvaticus; C. m.* = *Cricetulus migratorius; A. r.* = *Alticola roylei; M.* = *Microtus juldaschi.*

Ort	Höhe in m	Datum	Fallen	*C. r.*	*O.*	*A. s.*	*C. m.*	*A. r.*	*M.*
Qala-e-Pandja	2 800	3., 4., 13. 9.	140	—	—	1	13	2	—
Baba Tangi	3 000	5. 9.	40	1	—	—	4	—	—
Tolibai-Tal	4 200	6. 9.	55	—	1	—	—	8	—
Tolibai-Tal	4 000	7. — 10. 9.	200	—	—	—	—	11	6
Tolibai-Tal	3 750	11. 9.	40	—	—	—	—	5	—

Diskussion

Unsere Liste (Tab. 2) umfaßt 18 Arten, von denen 11 durch einwandfrei datiertes Sammlungsmaterial, die übrigen bis auf den Steinmarder durch zuverlässige Beobachtungen oder Felle mit vertrauenswürdiger Herkunftsbezeichnung belegt sind. Fünf dieser Arten dürften aber die Tallagen von 3 000 m kaum übersteigen, nämlich *Crocidura russula, Martes foina, Lutra lutra, Apodemus sylvaticus* und *Cricetulus migratorius.*

Ein Vergleich mit der Fauna des Russischen Pamir, wie sie Bobrinskij et al. und Heptner zu entnehmen ist — die Listen bei Reinig und Grote sind demgegenüber unvollständig und nomenklatorisch stark überholt — zeigt gute Übereinstimmung und ergibt für die afghanische Seite bisher keine Art, die im russischen Pamir nicht auch vorkommt. Hingegen läßt der Vergleich als weitere Arten für den afghanischen Teil die Fledermäuse *Myotis mystacinus* und *Eptesicus nilssoni*, den Rotwolf *(Cuon alpinus)*, den Dachs *(Meles meles)*, die Wiesel *Mustela nivalis* und *M. altaica* sowie die kommensalen Nager *Mus musculus* und *Rattus rattoides* erwarten. Noch recht unbekannt sind demgegenüber die Säuger der südlich angrenzenden Gebirge, von Hindukusch und Karakorum. Offensichtlich verhindert diese hohe Kette ein Übergreifen von Elementen des indischen Subkontinents gerade noch auf den afghanischen Pamirteil, mit dem man in manchen Fällen, so etwa bei *Hyperacrius,* vielleicht rechnen möchte.

Umgekehrt scheint sie zumindest für eine Pamir-Art, *Microtus juldaschi*, eine Grenze zu bilden. Andere Arten kommen wahrscheinlich nur deshalb beiderseits dieser Gebirgsschranke vor, weil sie diese im Westen umgangen haben (z. B. *Crocidura russula*, *Apodemus sylvaticus*, *Cricetulus migratorius*).

Bei einem westöstlichen Vergleich erhält der Pamir eine recht markante Sonderstellung gegenüber dem restlichen Afghanistan. Zwei Arten, *Ovis ammon* und *Ochotona macrotis*, finden im Pamir ihre Westgrenze, *Mustela erminea* und *Microtus juldaschi* sind weiter westlich nur noch im Darwaz, *Alticola roylei* bis in die Gegend von Kabul nachgewiesen. Weiter betont der auffällige Unterartkontrast bei *Marmota caudata* die Sonderstellung

Tab. 2: Die im afghanischen Pamir bisher angetroffenen Säugetiere. Belegweise: Der jeweils verläßlichste Hinweis für das Vorkommen ist aufgeführt. B = Balg, S = Schädel eines durch einen Zoologen im Gebiet gesammelten Tieres; (B) = Balg, von Einheimischen erhalten; ges = Sichtbeobachtung durch einen Zoologen; E = Berichte Einheimischer. Höhe: nur die im Gebiet tatsächlich festgestellten Vorkommen in m über NN. Verbreitungstyp: eine verallgemeindernde Angabe, die wegen der umstrittenen Artabgrenzung in Fällen mit ? nicht ganz sicher ist.

Art	Belegweise	Höhe	Verbreitungstyp
1. *Crocidura russula*	B + S	2 800	westpaläarktisch?
2. *Canis lupus*	ges	bis 4 600	holarktisch
3. *Vulpes vulpes*	ges	bis 4 500	holarktisch
4. *Ursus arctos*	B + S	4 000—4 600	holarktisch
5. *Martes foina*	E	2 800	westpaläarktisch
6. *Mustela erminea*	(B)	4 100	holarktisch
7. *Lutra lutra*	E	2 800—3 000	holarktisch, indomalaiisch
8. *Lynx lynx*	(B)		holarktisch
9. *Uncia uncia*	(B)		zentralasiatisch, alpin
10. *Capra ibex*	S	4 000—4 200	paläarktisch, alpin
11. *Ovis ammon*	B + S	3 800—5 000	zentralasiatisch, alpin
12. *Lepus capensis*	B + S	2 800—5 000	paläarktisch, äthiopisch
13. *Ochotona macrotis*	B + S	4 000—4 800	zentralasiatisch, alpin
14. *Marmota caudata*	B + S	3 300—4 800	zentralasiatisch, alpin
15. *Apodemus sylvaticus*	B + S	2 800	westpaläarktisch
16. *Cricetulus migratorius*	B + S	2 800—3 000	westasiatisch, osteuropäisch
17. *Alticola roylei*	B + S	2 800—4 200	zentralasiatisch, alpin
18. *Microtus juldaschi*	B + S	4 000	zentralasiatisch, alpin

des Pamir. Wie weit sonst einschneidende Rassengrenzen ausgebildet sind, bedarf der Untersuchung an umfangreicherem Material.

Für *Alticola roylei* fand J. N. (1970) keine deutliche Abweichung. Bei *Cricetulus migratorius* muß die Berechtigung der verschiedenen Unterartnamen für den Pamir und das restliche Afghanistan bei Ellerman and Morrison-Scott noch nachgeprüft werden.

Ovis ammon, Microtus juldaschi und *Ochotona macrotis* vikariieren mit anderen, nahe verwandten Arten im übrigen Afghanistan.

Alles zusammengenommen ergibt sich für den Pamir eine ähnlich scharfe Faunengrenze gegenüber dem restlichen Afghanistan, wie sie die Elbelinie in Mitteleuropa bildet. Die Ursachen dürften ähnlich sein.

Tab. 3. Namen von Pamir-Säugetieren in den Gebietssprachen Kirghisisch und Wakhi nach Umfragen im Sommer 1972 im Wakhan, im Großen und Kleinen Pamir.

Art		Kirgisisch	Wakhi
Uncia uncia		djilbüz	pŭs
Canis lupus		börü	shăpt
Vulpes vulpes		túlqu	naghtshir
Ursus arctos		aijú	noghādúm
Mustela erminea		ars	mólfrentsh
Lutra lutra		su köpek	?
Camelus bactrianus	♂	buá	shtur-e-boghró
	♀	ingín	(j)engan
	juv	tailoq	shtur-tāiloq
	allgemein	tö, tü	—
Capra ibex	♂	taqá, teqé	djāndār-juk
	♀	itshqí	djāndār-tugh
	juv	wuláq	djāndār-tshugh
Ovis ammon	♂	ghuldjá	war
	♀	qrqár	mai
	juv	qāzghá	(w)urk
Bos mutus	♂	buqá	dzug̮h druk
	Ochse	üguz	?
	♀	inék	dzugh uii
	juv	torpóq	dzugh ushk
	allgemein	qātās	—
Lepus capensis		qāiān	süj
Ochotona macrotis		kalár	khĕrz
Marmota caudata		soghur	wīnúk
Microtus juldaschi		tshidjkń	—
alle Mäuse		—	purk

Zusammenfassung

Bei drei Erkundungsfahrten (1965, 1971, 1972) konnten Daten über das Vorkommen von 18 Säugetierarten im afghanischen Pamir von Qala-e-Pandja ostwärts gesammelt werden. Danach besteht gute Übereinstimmung mit der Fauna des russischen Pamir, aber eine deutliche Sonderstellung im Vergleich zur Säugetierfauna des übrigen Afghanistan. Belegweise und Höhenangaben sind in Tab. 2, Namen in den Landessprachen in Tab. 3 zusammengefaßt.

Summary

Data on the occurence and ecology of 18 species of mammals have been collected in the Afghan Pamir to the east of Qala-e-Pandja during three visits (1965, 1971, 1972). This list agrees well with the mammalian fauna of the Russian Pamir but is in contrast with the mammals of the rest of Afghanistan. An account of the species, the kind of proof of their occurence and their altitudinal distribution are summarized in tab. 2, their local names are given in tab. 3.

Literatur

Angermann, R. (1967): Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lepus* (Lagomorpha, Leporidae). IV. *Lepus yarkandensis* Günther, 1875 und *Lepus oiostolus* Hodgson, 1840 — zwei endemische Hasenarten Zentralasiens. Mitt. Zool. Mus. Berlin 43: 189—203.

Bobrinskij, N. A., B. A. Kusnezow und A. P. Kusjakin (1965): Säugetiere der UdSSR (russisch). — Moskau.

Ellerman, J. R., and T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London.

Grote, H. (1951): Übersicht über die Säugetierfauna des Pamirgebietes. Zool. Garten, N. F. 18: 142—145.

Hassinger, J. D. (1970): Shrews of the *Crocidura zarudnyi-pergrisea* Group with Descriptions of a New Subspecies. Fieldiana Zool. 58, 2: 5—8.

Heptner, V. G., und N. P. Naumov (1966, 1967): Die Säugetiere der Sowjetunion. Band I: Paarhufer und Unpaarhufer. Deutsche Übersetzung Jena. Band II Sirenen und Raubtiere (russisch). Moskau.

Kullmann, E. (1968/69): Expedition in die Heimat der Marco-Polo-Schafe — ein Beitrag über die Tierwelt des afghanischen Pamir. Freunde des Kölner Zoo 11: 107—122.

Nadler, C. F., K. V. Korobitsina, R. S. Hoffman and N. Y. Vorontsov (1973): Cytogenetic Differentiation, Geographic Distribution, and Domestication in Palearctic Sheep (Ovis). Z. Säugetierk. 38: 109—125.

Naumann, C., und J. Niethammer (1973): Vier für Afghanistan neue Säugetierarten. Im Druck.

Naumann, C., und J. Nogge (1973): Die Säugetierfauna Afghanistans. Z. Kölner Zoo (im Druck).

Niethammer, J. (1969): Die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758), in Afghanistan. Säugetierk. Mitt. 17: 121—128.

— (1970): Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. Bonn. zool. Beitr. 21: 1—24.

Ognew, S. I. (1928): Mammals of Eastern Europe and Northern Asia, Vol. I: Insectivora and Chiroptera. Moskau—Leningrad. Engl. Übersetzung durch IPST Jerusalem 1962.

Reinig, W. F. (1932): Wissenschaftliche Ergebnisse der Alai-Pamir-Expedition Teil III. Beiträge zur Faunistik und Ökologie des Pamir-Gebietes Band I: Ökologie und Tiergeographie. Berlin, p. 68/69.

Richter, H. (1970): Zur Systematik und Verbreitung afghanischer Crociduren (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 31: 269—277.

Ein ehemaliges Wildyak-Vorkommen im afghanischen Pamir

Von CLAS M. NAUMANN, Bonn [1]

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Der Yak *(Poephagus grunniens)* ist ein verbreitetes Haustier der Bevölkerung des Wakhan und Pamir. Sowohl die Wakhis wie die Kirghisen züchten Yaks seit alters her (Wood 1872). Wolle, Fleisch und Milchprodukte bilden eine wichtige Existenzgrundlage beider Völker. Bisher nahm man an, daß der Yak in diese Hochgebiete von außerhalb eingeführt worden sei.

Während der Pamir-Expeditionen 1971 und 1972 konnte ich bei den Kirghisen Informationen über die Herkunft der Pamir-Yaks erhalten. Nach den Angaben des Kirghisenfürsten Rahman Qul, dessen Hinweise sich in vielen anderen Punkten nachprüfen und bestätigen ließen, wurden Yaks noch zu Zeiten seines Großvaters, also vor etwa 80-90 Jahren, aus Ladak in den Pamir eingeführt. Einer alten kirghisischen Erzählung zufolge soll es dort auch einmal Wildyaks gegeben haben.

Bei diesen Nachforschungen wurde ich mehrfach auf eine Felszeichnung „aus sehr alter Zeit" aufmerksam gemacht, die auf der Wakhan-Route im oberen Wakhan-Tal zu finden sein sollte. 1971 gelang es mir leider infolge ungenauer Beschreibungen nicht, dieses Bild auf dem Rückweg zu untersuchen. Im Jahre 1972 zeigten die das Ehepaar Brade und mich begleitenden Kirghisen uns jedoch bereitwillig die Zeichnung.

Der Fundort liegt in der Nähe des Taleinschnittes Zang-kuk in etwa 3 500 m Höhe, etwa 11 km westlich des Winterlagerplatzes Langar und etwa 8 km östlich des unbewohnten Rastplatzes Barak (s. o. Nr. 34 in Abb. 2 bei Naumann und Niethammer S. 239). In diesem Bereich hat sich der Wakhan-Fluß recht tief in das Gebirge eingeschnitten, so daß der Verkehrsweg etwa 100-200 m über dem Flußbett verläuft. In dem ganzen Abschnitt zwischen Sarhad und Langar ist der Wakhan infolge der Steilheit des Geländes nicht für Dauersiedlungen geeignet. Auch Hochgebirgsnomaden finden hier keine brauchbaren Lagerplätze. — Der Felsblock liegt auf einer nahezu ebenen, nur wenige Meter breiten Terrasse, die auf einer Seite steil zum Wakhanfluß abfällt, während das Gelände auf der anderen Seite mit etwa 45° steil ansteigt. Die Terrasse bildet etwa die oberste Zone der Konglomeratablagerungen des Flusses. Der Block, auf dem sich die hier

---

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

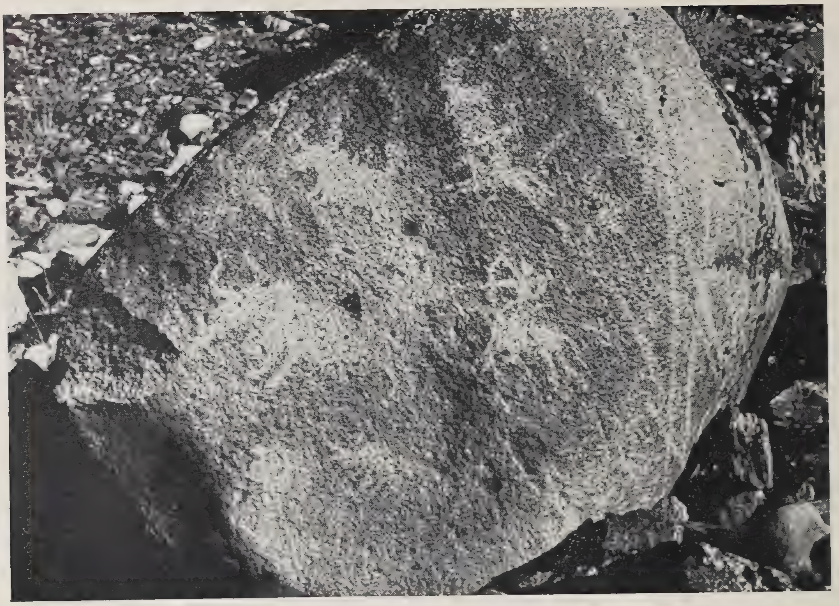


Abb. 1: Die Felsritzungen von Zang-kuk im oberen Wakhan-Tal, unverändert.

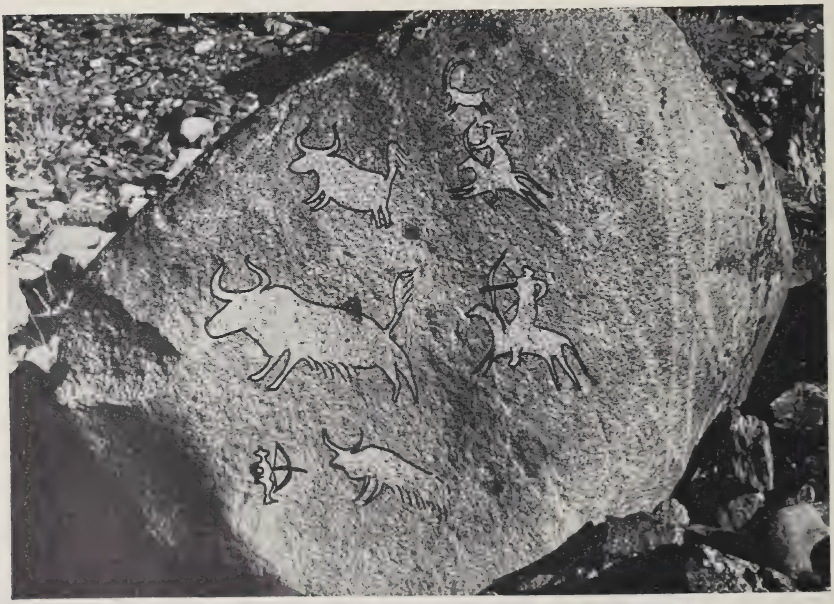


Abb. 2: Wie Abb. 1, jedoch wurden die Umrisse der dargestellten Figuren nachgezogen.

beschriebenen Zeichnungen befinden, besteht aus Urgestein, ist etwa 70 x 90 cm groß und liegt etwas abseits des Weges.

Die Felszeichnung (Abb. 1) liegt nach Südosten exponiert. Die Figuren heben sich durch ihre hellere Färbung vom Gestein ab, jedoch sind sie nur unwesentlich tiefer als die unbearbeitete Oberfläche. Farbreste konnte ich nicht feststellen. — In der Reihenfolge von unten nach oben sind die folgenden Szenen und Figuren abgebildet:

1. Ein links stehender (?) Mann schießt mit Pfeil und Bogen auf einen sich von rechts auf ihn zubewegenden Yak.
2. Ein Reiter verfolgt mit Pfeil und Bogen einen nach links fortlaufenden Yak. Der Bogen ist gespannt, der Reiter hat sich bis auf weniger als eine Pferdelänge dem Yak genähert.
3. Ein galoppierender Reiter verfolgt mit Pfeil und Bogen einen mit erhobenem Schwanz nach links flüchtenden Yak.
4. Über dem Reiter Nr. 3 steht (oder läuft) ein nicht sehr klar erhaltener Steinbock mit sehr starkem Gehörn.

Die Darstellungen 1 und 3 sind erheblich kleiner als Darstellung 2, auf der der flüchtende Yak nahezu doppelt so groß wie auf den genannten Bildern dargestellt ist.

Auf der nach Norden liegenden Seite des Felsblockes befinden sich einige Flechten, die Zeichnungen selber sind jedoch ohne Bewuchs. Es ist daher schwer, die Ritzungen ohne Radio-Carbon-Untersuchungen zu datieren. Bei dem erheblichen Gewicht des Felsens und den hier herrschenden Gelände- und Transportschwierigkeiten darf ausgeschlossen werden, daß er über weite Strecken transportiert wurde. Oberhalb des Fundortes befinden sich einige überhängende Felswände und -höhlen, die ich nicht untersuchen konnte. Die Nähe dieser Felsüberhänge legt jedoch den Gedanken an einen wandernden Sammler- und Jägertrupp als Urheber der Felsritzungen nahe. Ich vermute, daß es sich um Abbildungen aus vor- oder wenigstens frühislamischer Zeit handelt, da die Abbildung menschlicher Figuren seit der Bekehrung der Kirghisen zur Sunni, der strengeren der beiden islamischen Glaubensrichtungen, unüblich geworden ist. Auf ein hohes Alter deutet auch die Verwendung von Pfeil und Bogen als Jagdwaffen. Wenigstens seit 150 Jahren, vielleicht jedoch wesentlich länger sind bei den Kirghisen Feuerwaffen üblich. Man kann daher annehmen, daß diese in jüngerer Zeit gerade für die Erlegung von Großwild (und natürlich für kriegerische Auseinandersetzungen) verwendet wurden.

Die nächste Dauersiedlung im Wakhan-Tal (Sarhad) liegt etwa 20 km flußaufwärts, die nächsten kirghisischen Lagerplätze liegen etwa 10 km flußaufwärts. Auf Grund der ungünstigen Geländebeschaffenheit ist nicht anzunehmen, daß früher (bei geringerer Siedlungsdichte als heute) Dauersiedlungen in der Nähe des Fundortes bestanden haben. Der Fundort ist durch seine Nähe zu ehemals ausgedehnten Wacholder-Beständen, die das Brennmaterial geliefert haben mögen, und zu den nach Norden anschließenden Hochplateaus des Pamir zudem wohl besonders für ein Jägerlager geeignet gewesen.

Hausyaks unterscheiden sich nach Heptner (1966) durch kleinere Ausmaße, scheckige Färbung und gelegentliche Hornlosigkeit. Die beiden letztgenannten Merkmale treten in der heutigen Hausyak-Population des afghanischen Pamir häufig auf (Schneider 1968 und eigene Beobachtungen 1971 und 1972). Gorgas (1966) stellte zudem bei den Untersuchung von 5 Wildyak- und neun Hausyakschädeln ein geringeres relatives Hirnvolumen beim Hausyak fest. Zweifellos äußern sich die Domestikationserscheinungen also auch in geringeren Hornlängen. Nun zeigen aber gerade die drei in Zang-kuk dargestellten Yaks besonders große Hörner bei sonst durchaus richtig und treffend dargestellten Körperproportionen. Diese Tatsache legt den Schluß nahe, daß hier Wildyaks und nicht etwa verwilderte Hausyaks gejagt wurden. Als Lebensraum kommen natürlich nur die Hochplateaus und -täler des Großen und Kleinen Pamir, nicht das steile Wakhan-Tal selbst in Frage.

Heptner (1966) verweist auf nicht ganz gesicherte Wildyak-Nachweise aus den Tshulak-Bergen am Mittellauf des Ili und dem Gebiet zwischen Tuwa und der Dsungarei. Er vermutet, daß sich der Wildyak sogar noch im 13.-18. Jahrhundert auf dem Territorium der UdSSR gehalten habe. Zu diesen Angaben kommt nunmehr der Fund aus dem afghanischen Pamir. Man kann daher durchaus annehmen, daß der Wildyak erst in historischen Zeiten auf sein jetziges Areal in Tibet und Kansu (Heptner 1966) beschränkt worden ist. Diese Annahme wird durch den offensichtlich immer noch anhaltenden Rückgang der Wildpopulationen Tibets gestützt.

Zusammenfassung

Felsritzungen mit der Darstellung von drei Jagdszenen auf Yaks aus dem oberen Wakhan-Tal (NE-Afghanistan) werden beschrieben und abgebildet. Verf. kommt zu dem Schluß, daß es sich um eine vor- oder frühislamische Darstellung von Jagdszenen auf Wildyaks handelt und daß der afghanische Pamir daher zum ehemaligen Verbreitungsgebiet des Wildyaks gerechnet werden muß.

Summary

Rock scratchings showing three hunting scenes on yaks from the upper Wakhan valley (NE-Afghanistan) are described and figured. The author concludes, that these figures are pre-islamic or early islamic representations of hunting scenes on wild yaks. Therefore wild yaks must have occurred in the Afghan Pamir.

Literatur

Gorgas, M. (1966): Betrachtung zur Hirnschädelkapazität zentralasiatischer Wildsäugetiere und ihrer Hausformen. Zool. Anz. 176: 227-235.

Heptner, V. G., und N. P. Naumov (1966): Die Säugetiere der Sowjetunion. Band I: Paarhufer und Unpaarhufer. Deutsche Übersetzung Jena.

Schneider, P. (1968): Der Yak *(Bos grunniens)* als Haustier. III. Bericht der Biologischen Wakhan-Excursion 1968. Science (Kabul) 5: 1-4

Wood, J. (1872): A journey to the sources of the river Oxus. 2. Aufl. London. (Nachdruck 1971, Gregg International Publishers, Westmead).

Anschrift des Verfassers: Dr. C. Naumann, 53 Bonn 1, Institut für angewandte Zoologie, An der Immenburg.

Ornithologische Beobachtungen im afghanischen Pamir

Von

GUNTHER NOGGE, Bonn

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Als Teilnehmer der deutschen botanisch-zoologischen Pamir-Expedition 1971 [1]) konnte ich neue Informationen zur Ornis dieses Teiles Afghanistans sammeln. Die Vögel des benachbarten russischen und chinesischen Pamir sind recht gut bekannt (Literatur bei Reinig 1932; s. auch Dementiev & Gladkov 1951-1956). Sarudny (1926) nennt 109 Arten, von denen 90 mit Sicherheit dort nisten. Dagegen wurde der afghanische Pamir nur einmal im äußersten Nordosten im Jahre 1873 von dem Ornithologen F. Stoliczka und Captain J. Biddulph im Rahmen der zweiten britischen Yarkand-Mission bereist. Beide sammelten und beobachteten 56 Vogelarten, die von Sharpe (1891) publiziert wurden, da Stoliczka selbst von der Reise nicht zurückkehrte. Erst 1965 drangen die Zoologen E. Kullmann und J. Niethammer von Faizabad aus in den Pamir ein und gelangten Anfang September bis ins Tolibai-Tal (Itinerar s. u. bei G. Niethammer S. 270). Die mammalogischen Befunde dieser Reise sind oben unter C. Naumann & J. Niethammer (S. 249) ausgewertet.

Die ornithologischen Ergebnisse der Expedition 1971 möchte ich in dieser 76 Arten umfassenden Liste bekanntgeben. Von 39 Arten sammelte ich insgesamt 131 Belege, die von unserem afghanischen Präparator Mohammad Niaz gebalgt wurden und sich in der Sammlung des Zoologischen Museums Kabul befinden.

Während meines Heimaturlaubes 1971 hatte ich Gelegenheit, das Material im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn zu bearbeiten. Herrn Prof. G. Niethammer danke ich herzlich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in der ornithologischen Sammlung sowie für seine Hilfe bei der Bestimmung einiger Arten und die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Wertvolle Hinweise verdanke ich Herrn Dr. R. Petocz, der 1971 und 1972 den Pamir zu Studien an Marco-Polo-Schafen bereiste, insbesondere die Beobachtungen der Durchzügler im Herbst.

Bei allen aufgeführten Belegstücken sind Fundort, Höhenlage, Datum, Geschlecht und die Flügellänge in mm angegeben. Soweit Brut nachgewiesen wurde, ist dies im Text erwähnt. Die Höhenverteilung der Vögel des Pamir wird in der Schlußbetrachtung zusammenfassend dargestellt.

Reiseroute (angegeben sind die Übernachtungsorte)

1. Wakhan: Qala-e-Pandja (2.-3. 7.) — Sust-e-Bala (4. 7.) — Deh Ghulaman (5. 7.) — Sarhad (6.-9. 7.) — Barak (10. 7.) — Langar (11. 7.)
2. Kleiner Pamir und Waghdjir-Tal: Bzhai Gumbaz (12. 7.) — Kol-e-Tshaqmaqtin (13.-20. 7.) — Terghen Qorum (16.-18. 7.) — Tikili (Waghdjir) (21. 7.)

---

[1]) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

— Qara Tash (Waghdjir) (22. 7.) — Duan-su (Waghdjir) (23. 7.) — Bzhai Gumbaz (24. 7.)

3. Wakhan: Langar (25. 7.) — Barak (26. 7.) — Sarhad (27.-28. 7.) — Zartigar (Boroghil) (29. 7.) — Sarhad (30. 7.) — Pairab (31. 7.) — Sargaz (2. 8.).

3. Großer Pamir: Waldbai (3. 8.) — Tolibai (4.-7. 8.) — Mündung des Daria-e-Istmotsh in den Daria-e-Pamir (8. 8.) — Kotal-e-Wazit (9. 8.).

4. Wakhan: Wazit-Dorf (10. 8.) — Sargaz (11. 8.) — Qala-e-Pandja (12.8.) — Khandud (13.-14. 8.).

Dies ist die Route der Expeditionsgruppe Anders/Nogge. Sie weicht in einigen Punkten von der der beiden anderen Teilnehmer Ebert/Naumann ab.

Anseriformes — Entenvögel

Anser indicus: Im Sommerlager der Kirghisen-Khans Rahman-Qul, das sich am Südostende des 4 000 m hoch gelegenen Sees Kol-e-Tshaqmaqtin befindet, wurde uns von einer weißen Gans berichtet, die auf dem See zuweilen geschossen würde und deren Eier zum Verzehr aufgesammelt würden. Das Rätsel löste sich, als ich am nächsten Tage (17. 7. 1971) Streifengänse auf dem Kol-e-Tshaqmaqtin ausmachte und damit das südwestlichste Brutgebiet von Streifengänsen entdeckte, das zudem auch noch extrem niedrig liegt. So berichtet Schäfer (1938), daß das Verbreitungsgebiet der Streifengänse in Tibet erst bei einer Höhenlage von 4 400 m beginnt und bis 4 700 m hinaufgeht.

Insgesamt zählte ich 50 erwachsene Gänse, außerdem sehr viele Junge im Dunenkleid. Obwohl ich das Seeufer in seiner gesamten Länge auf der Südseite abschritt, stieß ich auf kein einziges Nest. Wegen der Nachstellungen durch die Bevölkerung legen die Gänse ihre Nester offensichtlich nur auf den reichlich vorhandenen kleinen Inseln im See an. Sie sind außerdem extrem scheu. Sobald die Tiere einen Menschen am Ufer gewahren, schwimmen sie fluchtartig zu großen Trupps zusammen und streben zur Seemitte hin. Nur einmal überraschte ich sieben erwachsene Streifengänse, die in ziemlicher Nähe des Ufers schwammen, als ich plötzlich um eine Felsspitze trat, und die darauf fliegend flüchteten. Wie auch in anderen Gegenden, wo ihnen nachgestellt wird (Dementiev 1952), sind die Streifengänse des afghanischen Pamir so scheu und vorsichtig, daß sie zumeist nur nachts ihre Weidegründe aufsuchen. Eines Morgens sah ich in einer Senke etwa zwanzig Streifengänse, die dort weideten und die im selben Moment, in dem mein Kopf über dem Bergrücken sichtbar wurde, zum Kol-e-Tshaqmaqtin zurückflogen.

Auch für den Zor-Kol konnte 1972 der Brutnachweis (Petocz mdl.) erbracht werden. Petocz beobachtete auch einmal ein Paar Streifengänse beim Weiden im Tolibai-Tal, also ca. 70 km südöstlich des Zor-Kol.

Bereits ein halbes Jahr, nachdem das Brutvorkommen von *Anser indicus* für Afghanistan entdeckt worden war, konnte die schöne Gans im Kabul-Zoo gezeigt werden. Fr. Dr. I. Würdinger, die sich seit Jahren mit Streifengänsen befaßt und diese im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen erfolgreich züchtet, möchte ich auch an dieser Stelle für das Geschenk von zwei Paar Streifengänsen herzlich danken.

Tadorna ferruginea: Am 6. 7. 71 sah ich in der Nähe von Deh-Ghulaman (3 050 m) ein Paar Rostgänse fliegen. Mit Sicherheit brüten Rostgänse im Gebiet des Kol-e-Tshaqmaqtin, wo ich am 17. 7. 71 ein Paar mit zehn Jungen auf dem See schwimmen sah. Beim Abschreiten des Sees in seiner Längsrichtung konnte ich insgesamt vier Paare zählen.

Anas strepera: Diese Ente beobachtete ich sowohl im Wakhan-Tal in der Umgebung von Sarhad (3 150 m) am 6. 7. 71 wie im kleinen Pamir. Hier sah ich am 14. und 17. 7. 71 ein Paar mit Jungen. Die Brut der Schnatterente war bislang nur für SW-Afghanistan angenommen worden (Paludan 1959). Sowohl am 12. 7. wie am 24. 7. 71, als wir unser Lager in Bzshai Gumbaz (3 800 m) aufgeschlagen hatten, flog am Abend in westlicher Richtung ein Paar Schnatterenten, das ich am Morgen des 13. 7. in östlicher Richtung auf den Kol-e-Tshaqmaqtin zu zurückfliegen sah.

Anas clypeata: Petocz zeigte mir die Aufnahme einer am 17. 8. 72 am Zor-Kol geschossenen weiblichen Löffelente.

Netta rufina: Am 6. 7. 71 beobachtete ich an einem kleinen See bei Sarhad (3 150 m) ein Paar Kolbenenten mit Jungen.

Mergus merganser: Auf dem selben See bei Sarhad, so wie auch auf dem Kol-e-Tshaqmaqtin am 17. 7. 71, sah ich je ein Weibchen eines Gänsesägers mit Jungen. Nach seiner geographischen Verbreitung müßte es sich dabei um *M. m. comatus* gehandelt haben (Vaurie 1965).

Falconiformes — Greifvögel

Aquila chrysaetos: Sowohl im Kleinen Pamir am 12. 7. 71 zwischen Langar und Bzshai Gumbaz, am 14. und 19. 7. am Kol-e-Tshaqmaqtin wie im Großen Pamir am 4. 8. im oberen und am 6. 8. im unteren Istmotsh-Tal beobachtete ich Steinadler. Der im Gebiet des Kol-e-Tshaqmaqtin trug die juvenile weiße Schwanzbinde, womit als sicher gelten kann, daß die Art dort brütet. Die Frage der Unterart ließ sich im Fluge nicht entscheiden. Nach Vaurie (1965) müßte es sich um *A. chr. daphanea* handeln. Paludan (1959) schoß jedoch einen Steinadler in Ostafghanistan, den er als *A. chr. chrysaetos* ansprach.

Neophron percnopterus: Schmutzgeier kommen nach meinen Beobachtungen nur im unteren Wakhan-Tal vor. Ich sah am 4. 7. 71 zwei in der Nähe von Sust kreisen.

Gypaetus barbatus: Als typischen Gebirgsbewohner traf ich den Bartgeier sowohl im Kleinen als auch im Großen Pamir an: im Tshelab-Tal bei

3 400 m am 19. 7., im Waghdjir-Tal bei Tikili (3 850 m) am 21. 7., in der Nähe von Langar (3 400 m) am 25. 7., im südlichen Istmotsh-Tal bei 4 500 m am 3. 8. und im Tolibai-Tal bei 4 100 m am 5. 8. 1971.

Falco pelegrinoides: Am 26. 7. sah ich zwischen Langar und Bzshai-Gumbaz und am 17. 7. 1971 am Kol-e-Tshaqmaqtin (diesen recht deutlich) je einen Falken, die ich als Wüstenfalken ansprach.

Falco tinnunculus: Einen Turmfalken sah ich am 6. 7. 71 bei Sarhad.

Galliformes — Hühnervögel

Tetraogallus himalayensis: Königshühner traf ich oberhalb des Kotal-e-Dalez bereits in einer Höhe von 3 800 m an. Im Großen Pamir waren Königshühner zwischen 4 000 und 4 500 m durchaus häufig. Während unseres Aufenthaltes in dem Gebiet (3.-10. 8. 71) sah oder hörte ich sie fast täglich. Die Subspeciesfrage, *T. h. himalayensis* oder *T. h. incognitus,* wage ich aufgrund der Feldbeobachtungen nicht sicher zu entscheiden, neige aber zu *T. h. incognitus,* da mir die Vögel viel heller erschienen als diejenigen, die ich aus dem westlichen Hindukusch-Gebiet kenne.

An dieser Stelle möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß die Kirghisen von einem Hühnervogel berichteten, der befiederte Läufe haben soll. Am 10. 8. 71 sah ich beim Abstieg durch das Wazit-Tal etwa in 3 800 m Höhe einen einzelnen hühnergroßen Vogel fliegen, den ich aufgrund seiner extrem weißen, vom dunklen Körper abstechenden Flügel für eine *Lagopus*-Art hielt. Für ein Königshuhn hielt ich es nicht, da ich Königshühner niemals einzeln, sondern nur in Trupps von 20-30 Individuen und auch niemals eine so weite Strecke fliegen gesehen habe. Nach dem bekannten Verbreitungsgebiet, das niemals südlicher als 49°30' N Lat. reicht, könnten Schneehühner aber gar nicht im Pamir bei 37°N vorkommen.

Coturnix coturnix: Ein einziges Mal hörte ich am Morgen des 5. 7. 71 den typischen Ruf der Wachtel im Wakhan-Tal in der Nähe von Sust.

Gruiformes — Kranichvögel

Gruidae — Kraniche

Grus grus: Petocz berichtete mir, daß er im September 1972 160 Kraniche am Kol-e-Tshaqmaqtin und ein anderes Mal vier am Zor-Kol durchziehen sah. Im Jahr davor hatten wir auf unserer Reise nur den Flügel eines toten Kranichs als Hinweise im Kleinen Pamir gefunden.

Rallidae — Rallen

Fulica atra: Bläßhühner fand ich lediglich im Wakhan-Tal, am 3. 7. an einem kleinen See zwischen Khandud und Qala Pandja und am 6. 7. an dem bereits mehrfach wegen Wassergeflügels erwähnten See in der Nähe von Sarhad. Beide Gewässer besaßen eine Schilfzone, also einen günstigen

Brutbiotop für Bläßhühner. Leider fand ich weder ein Gelege noch konnte ich Junge ausmachen. Dagegen sah Petocz 1972 auch am Zor-Kol Bläßhühner.

Charadriiformes — Watvögel

Charadriidae — Regenpfeifer

Charadrius dubius: Flußregenpfeifer beobachtete Petocz 1972 auf dem Durchzug im Wakhan-Tal bei Deh Ghulaman.

Charadrius mongolus pamirensis:

Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 14.—19. 7. 1971 — Fl. ♂ 125, 125, 128, ♀ 125, 134 mm.

Am Kol-e-Tshaqmaqtin war der Mongolenregenpfeifer neben Rotschenkeln die häufigste Limicole. Durch Versuche, mich zu verleiten, zeigten mir die Vögel an, daß sie hier auch brüteten. Trotz eifrigen Suchens, fand ich jedoch niemals ein Gelege. Als Brutvogel neu für Afghanistan.

Scolopacidae — Schnepfen

Tringa totanus eurhinus:

vic. Sarhad (3100 m) 6.—7. 7. 1971, 4 ♂, 3 ♀; Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 14. und 19. 7. 1971, 2 ♀. Fl. ♂ 150—160, ♀ 155—165 mm.

Rotschenkel waren sowohl im Wakhan-Tal wie auch am Kol-e-Tshaqmaqtin, dort mit Sicherheit, als Brutvögel häufig.

Tringa glareola:

Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 19. 7. 1971, ♀, Fl. 125 mm.

Im Wakhan-Tal beobachtete ich mehrfach Gruppen von 2—4 Bruchwasserläufern, so am 13. 8. 71 bei Qala Pandja, am 12. 8. bei Ab-Gatsh, am 1. 8. bei Kharitsh und am 6. 7. 71 bei Neshtkhaur. Im Tolibai-Tal sah ich Bruchwasserläufer am 6. 8. in 4 500 m Höhe und am 7. 8. bei 3 800 m. In größerer Zahl kamen sie am Kol-e-Tshaqmaqtin vor. Ich vermag allerdings nicht zu sagen, ob sie hier auch brüteten.

Tringa hypoleucos:

Qara Tash (4020 m) 22. 7. 1971, ♀, Fl. 110 mm.

Außer bei Qara Tash im mittleren Waghdjir-Tal, sah ich nirgendwo Flußuferläufer.

Gallinago media: Eine Doppelschnepfe beobachtete Petocz am 15. 10. 1972 im Tolibai-Tal.

Phalaropus lobatus: Auch den Nachweis des Odinshühnchens als Durchzügler verdanke ich Petocz. Er sah und photographierte Odinshühnchen auf einem kleinen Gewässer im Waghdjir-Tal am 2. 9. 72.

Laridae — Möwen

Sterna hirundo hirundo:

Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 14. 7. 1971, ♀, Fl. 270 mm.

Mehrere Brutpaare der Flußseeschwalbe lebten am Kol-e-Tshaqmaqtin, die sich wütend auf mich stürzten, wenn ich ihren Nestern zu nahe kam. Einmal sah ich auf dem See eine andere Laride schwimmen, die ich für eine Möwe hielt, konnte sie jedoch nicht mit Sicherheit ansprechen. An den Seen der russischen Pamire kommt *Larus brunneicephalus* vor (Reinig 1938).

Columbiformes — Taubenvögel

Columba leuconota leuconota: Weißrückentauben fand ich nur im Waghdjir-Tal, und zwar am 23. 7. 71 oberhalb von Duan-Su bei 4 200 m und am 24. 7. 71 nahe Qara Tash bei 4 000 m. Beide Gruppen waren außerordentlich scheu und flüchteten, sobald sie mich von ferne sahen. Verschiedentlich sah ich auch vereinzelte Weißrückentauben beim Fressen.

Columba rupestris turcestanica:

Kotal-e-Dalez (3500 m) 9. 7. 1971, ♂, Fl. 230 mm.

Die Klippentaube war im Wakhan-Tal sehr häufig, wo ich sie jeden Tag beobachtete. Außerdem sah ich einmal eine Gruppe am 8. 8. 71 im unteren Istmotsh-Tal bei 3 500 m. In höher gelegenen Gebieten, so im gesamten Kleinen Pamir, sah ich sie niemals. Von Koelz laut Vaurie (1961: 6) viele bei Zebak gesammelt.

Streptopelia orientalis meena: Petocz zeigte mir das Diapositiv einer Taube, die ich als *Str. orientalis* indentifizierte. Er habe diese Tauben am 20. 9. 71 im Abakhan-Tal paarweise umherfliegen sehen.

Cuculiformes — Kuckucke

Cuculus canorus:

Sargaz (2950 m) 11. 8. 1971, juv., Fl. 205 mm.

Am 5. 7. 71 hörte ich in der Nähe von Sust den Ruf eines Kuckucks, und am 11. 8. 71 schoß ich in einem Seitental des Wakhan-Flusses in der Nähe von Sargaz einen Jungvogel. Die Subspeciesfrage, *C. c. canorus* oder *C. c. subtelephonus,* ließ sich an diesem Belegstück nicht klären.

Strigiformes — Eulen

Bubo bubo: Obwohl ich selber weder einen Uhu sah noch hörte, kann ich ihn doch in die Liste der Vögel des afghanischen Pamirs aufnehmen, da mir die Kirghisen glaubhaft über sein Vorkommen berichteten. Petocz sah einen Uhu am 14. 8. 72 im Gebiet des Kol-e-Tshaqmaqtin.

Athene noctua bactriana:

Langar (3400 m) 25. 7. 1971, 2 juv., Fl. jeweils 170 mm.

Diese beiden Belegstücke waren die einzigen Steinkäuze, die ich im Pamir sah.

Caprimulgiformes — Ziegenmelker

Caprimulgus europaeus: Am 13. 8. 71 sah ich auf einem Ritt von Qala Pandja nach Khandud einen Ziegenmelker aus einem Gebüsch auffliegen.

Apodiformes — Segler

Apus melba: Nur einmal sah ich einen einzelnen Alpensegler zusammen mit einer Gruppe von Mauerseglern umherfliegen, und zwar am 13. 8. 71 westlich von Qala Pandja.

Apus apus pekinensis: Mauersegler waren im Wakhan-Tal sehr häufig, wo ich beinahe täglich welche sah. Auch im Großen Pamir sah ich Mauersegler: am 3. 8. im Istmotsh-Tal bei 4 500 m und am 5. 8. 71 bei 4 000 m sowie am 30. 7. 71 am Boroghil-Paß bei 3 600 m. Meine östlichste Beobachtung war bei Semestani-Barak (3 300 m). Eigenartigerweise sah ich im gesamten Kleinen Pamir nicht einen einziger Mauersegler.

Coraciiformes — Rackenvögel

Coraciidae — Racken

Coracias garrulus semenowi: Am 9. 8. 71 sah ich im Khoshabad-Tal in der beachtlichen Höhe von 4 100 m eine Blauracke fliegen.

Upupidae — Hopfe

Upupa epops epops:

Langar (3400 m), 25. 7. 1971, juv., Fl. 155 mm.

Auf der ganzen Strecke von Qala-Pandja zum Kol-e-Tshaqmaqtin, die wir mit Unterbrechungen vom 4. bis 13. 7. 71 zurücklegten, hatte ich keinen einzigen Wiedehopf gesehen. Am 16. 7. 71 tauchte der erste am Kol-e-Tshaqmaqtin auf, und von da an sah ich beinahe täglich Wiedehopfe im Kleinen und Großen Pamir, besonders zahlreich aber im Wakhan-Tal. Ich nehme daher an, daß der Pamir kein Brutgebiet ist, nach der Brutzeit jedoch von umherstreifenden Wiedehopfen besucht wird.

Passeriformes — Sperlingvögel

Alaudidae — Lerchen

Eremophila alpestris albigula:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Kotal-e-Dalez (3500 m) 9. 7. 1971, Langar (3400 m) 11. 7. 1971, Kharaba-e-Tash (3600 m) 11. 7. 1971, Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 14. 7. 1971, Qizil-Qabtshal (4300 m) 15. 7. 1971, Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 19. 7. 1971, Tikili (4050 m) 24. 7. 1971, Fl. 7 ♂ 115—120, 5 ♀ 105—115, 1 juv. 95 mm.

Ohrenlerchen waren im gesamten Exkursionsgebiet sehr häufig. Ich hatte allerdings den Eindruck, daß sie im Wakhan-Tal, wo auch die Feldlerche vorkommt, wesentlich seltener ist als in den Gebirgslagen, besonders ab etwa 3 500 m Höhe. In den Jurtenlagern der Kirghisen im Kleinen Pamir sah ich viele an den Melkplätzen, wo sie im Dung von Schafen, Ziegen und Yaks nach Nahrung suchten. Die Vögel waren hier so wenig scheu und so zahlreich, daß sich der Eindruck aufdrängte, sie verträten die Stelle der hier nicht vorkommenden Sperlinge. Die Kirghisen berichteten uns, daß die Ohrenlerchen auch im Bereich ihrer Winterlager überwinterten.

Alauda gulgula lhamarum:

Sarhad (3150 m) 8. 7. 1971, ♀, Fl. 90 mm.

Die Feldlerche war in den Feldern des Wakhan-Tales häufig, kam sonst aber nirgendwo vor. Während unserer Hinreise bis Sarhad (4.—9. 7. 71) hörte man überall ihre Balzgesänge, nach unserer Rückkehr aus dem Kleinen Pamir am 27. 7. 71 nicht mehr. Nach Paludan (1959) kommt in Afghanistan die Subspecies *A. g. inconspicua* vor. Nur in der Provinz Badakhshan ist sie durch *A. g. lhamarum* vertreten. Das von mir gesammelte Belegstück war in den Farben sehr hell und hat auch verhältnismäßig kleine Flügel, was für *A. g. inconspicua* spricht. Andererseits liegt der Wakhan genau im Zentrum des Verbreitungsgebietes von *A. g. lhamarum* zwischen Badakhshan im Westen, den russischen Pamiren im Norden und dem westlichen Himalaya im Osten.

Hirundinidae — Schwalben

Hirundo rupestris: Die Felsenschwalbe kam im Wakhan-Tal, in den unteren Flußtälern des Großen Pamir, wie dem Istmotsh-Tal, und im Kleinen Pamir bis Langar vor. In keinem Falle sah ich eine Felsenschwalbe höher als 3 400 m. Dies ist 800 m über der von Hüe & Etchécopar (1970) angegebenen Höhenlinie.

Delichon urbica: Häufiger als die Felsenschwalbe ist die Mehlschwalbe, die ich im gesamten Gebiet bis in eine Höhe von 4 300 m sah.

Motacillidae — Stelzen

Motacilla citreola calcarata

Gesammelt in Ab-Gatsh (2800 m) 4. 7. 1971, Neshtkhaur (3050 m) 6. 7. 1971, Sarhad (3150 m) 6. 7. 1971, Langar (3400 m) 11. 7. 1971, Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 19. 7. 1971, Qara Tash (4020 m) 24. 7. 1971, Fl. 6 ♂ 82—88, 5 ♀ 80—84, 1 juv. 85 mm.

Bis in eine Höhe von 4 300 m kommen die Zitronenstelzen im gesamten Gebiet als Brutvögel vor.

Motacilla alba personata: Die Bachstelze beobachtete ich im Wakhan-Tal zwischen Qala-Pandja und Baba Tangi sowie einmal im unteren Istmotsh-Tal bei 3 400 m Höhe. Petocz sah sie auch im östlicheren Abakhan-Tal.

Laniidae — Würger

Lanius schach: Schachwürger sah ich im Wakhan-Tal westlich von Qala Pandja, so am 13. 8. 71 in der Nähe von Khandud.

Cinclidae — Wasseramseln

Cinclus cinclus leucogaster

Gesammelt in Qizil Qabtshal (4250 m) 15. 7. 1971, ♂, Fl. 90 mm; Tolibai-Tal (3700 m) 6. 8. 1971, ♂, Fl. 85 mm.

Diese Wasseramsel sah ich an den Gebirgsbächen des Großen und Kleinen Pamir von 3700 m Höhe an aufwärts. Im Istmotsh-Tal sah ich am 6. 7. 71 eine Wasseramsel mit Jungen.

Cinclus pallasii tenuirostris

Sargaz (2950 m) 11. 8. 1971, ♀, Fl. 92 mm.

Die Flußwasseramsel fand ich nur an den unteren Fluß- und Bachläufen des Großen Pamir bis zu einer Höhe von 3 700 m. Nach meinen Beobachtungen stoßen bei dieser Höhenlage die Verbreitungsgebiete der beiden Wasseramseln zusammen. Im Wazit-Tal sah ich am 10. 8. 71 beide Arten bei 3 750 m nebeneinander.

Troglodytidae — Zaunkönige

Troglodytes troglodytes: Am 10.8. sah ich bei 3600 m im Wazit-Tal einen Zaunkönig in einer Conifere umherfliegen.

Prunellidae — Braunellen

Prunella himalayana

Gesammelt in Duan-Su (4150 m) 23. 7. 1971 und Tolibai-Tal (3900 m) 6. 8. 1971 Fl. 2 ♂ 90—92, 1 ♀ 90 mm.

Die Himalaya-Braunelle beobachtete ich zuweilen im Großen und Kleinen Pamir.

Prunella fulvescens fulvescens:

Gesammelt in Kotal-e-Dalez (3500 m) 9. 7. 1971, Kharaba-e-Tash (3600 m) 11. 7. 1971, Tshelab (4300 m) 19. 7. 1971, Kotal-e-Dalez (3600 m) 28. 7. 1971, Tolibai-Tal (3750 m) 6. 8. 1971, Fl. 4 ♂ 73—78, 1 ♀ 72 mm.

Auch die Fahlbraunelle kam nur in den Gebirgslagen des großen und kleinen Pamir vor. Ich sah sie jedoch häufiger als die Himalayabraunelle und auch in tieferen Höhenlagen. Meine niedrigste Beobachtung lag bei 3 500 m.

Turdidae — Drosselartige

Luscinia svecica abbotti:

Gesammelt in Artshah (3050 m) 6. 7. 1971 und Zartigar (3300 m) 29. 7. 1971, Fl. 2 ♀ 70—75 mm.

Außer den beiden Belegstücken aus dem Wakhan-Tal bzw. dem Seitental des Boroghil-Flusses, sah ich keine Blaukehlchen. Ihr Biotop waren Weidenhaine. Ob sie hier auch Brutvögel sind, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Phoenicurus ochruros phoenicuroides:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Kharaba-e-Tash (3600 m) 12. 7. 1971, Qizil-Qabtshal (4200 m) 15. 7. 1971, Kharitsh (3000 m) 1. 8. 1971, Fl 3 ♂ 80—85 mm, 2 ♀ 70—77 mm.

Den Hausrotschwanz traf ich sowohl im Wakhan-Tal wie in den Höhen des Großen und Kleinen Pamir als Brutvogel an.

Phoenicurus erythrogaster grandis:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Qizil-Qabtshal (4200 m) 15. 7. 1971, Tshelab (4400 m) 19. 7. 1971, Duan-Su (4200 m) 23. 7. 1971, Tolibai-Tal (3800 m) 6. 8. 1971, Fl. 5 ♂ 104—105 mm, 1 juv. 102 mm.

In Höhenlagen von 3 700 m aufwärts ist der Riesenrotschwanz als Brutvogel zuhause. Nur ausnahmsweise sah ich einmal einen (das Belegstück aus Qala-e-Ust) bei 2 900 m.

Chaimarrornis leucocephalus:

Sargaz (2950 m) 11. 8. 1971, ♀, Fl. 85 mm.

Der Weißkopfschmätzer war hin und wieder an den unteren Flußläufen zu beobachten, aber niemals höher als 3 400 m. Auch dieser Turdide ist hier Brutvogel. Die Brutzeit scheint jedoch später zu liegen als bei den beiden vorgenannten Rotschwanzarten, da ich ihn am 10. 8. 71 noch Futter für die Jungen eintragen sah.

Rhyacornis fuliginosus:

Am Abend des 10. 7. 71 hörte ich am Unterlauf des Daria-e-Barak bei Semestani-Barak (3 300 m) den Gesang eines Wasserrötels. Nach einiger Zeit sah ich das Männchen auch über die Wasseroberfläche fliegen und für einen Augenblick auf einem aus dem Wasser aufragenden Stein niedergehen. Obwohl ich den Vogel nur kurz sah und auf der ganzen Reise keinen weiteren beobachten konnte, bin ich mir doch recht sicher. Sein Vorkommen ist auch dadurch wahrscheinlich, daß er sowohl im Safed-Koh wie in Nuristan wie auch im westlichen Himalaya bei Chitral nachgewiesen ist (Vaurie 1959).

Oenanthe oenanthe:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Langar (3400 m) 25. 7. 1971, Kharitsh (3000 m) 1. 8. 1971, Fl. 2 ♂ 90, 2 ♀ 85—90 mm.

Dieser Steinschmätzer war nicht sehr häufig im Tal des Wakhan-Flusses bis hinauf zur Baumgrenze zu finden.

Oenanthe deserti:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Ptukh (3100 m) 6. 7. 1971, Kharaba-e-Tash (3600 m) 12. 7. 1971, Fl. 3 ♂ 85—90, 2 ♀ 80—85 mm.

Der Wüstensteinschmätzer ist die verbreitetste *Oenanthe*-Art im Pamir-Gebiet. Ich fand ihn bis in Höhen von 4 000 m wie z. B. am Kol-e-Tshaqmaqtin. Hier beobachtete ich auch Jungvögel.

Oenanthe isabellina:

Kotal-e-Dalez (3500 m) 9. 7. 1971, ♀, Fl. 95 mm.

Das Belegstück ist die einzige sichere Beobachtung dieser Art im Pamir.

Myophonus caeruleus:

An der Einmündung des Istmotsh-Flusses in den Daria-e-Pamir bei 3 400 m Höhe sah ich am 8. 8. 71 das einzige Mal eine Pfeifdrossel.

Sylviidae — Grasmücken

Phylloscopus collybita:

Den durch seinen Gesang unverkennbaren Zilpzalp fand ich im Wakhan-Tal, überall in Weidengebüsch.

Phylloscopus inornatus humei:

Langar (3400 m) 25. 7. 1971, ♂, Fl. 53 mm.

Das gesammelte Exemplar ist der einzige sichere Nachweis des Gelbbrauenlaubsängers.

Phylloscopus trochiloides:

Zartigar (3300 m) 29. 7. 1971, ♂, Fl. 65 mm.

Den etwas größeren Grünlaubsänger hörte und sah ich im Tal des Boroghil-Flusses.

Tichodromadidae — Mauerläufer

Tichodroma muraria nepalensis:

Daria-e-Issik (3200 m) 8. 7. 1971, ♀, Fl. 95 mm, Sargaz (2950 m) 11. 8. 1971, ♀, 105 mm.

Den Mauerläufer sah ich außer an den genannten Stellen am 4. 8. im Toliabi-Tal (4 000 m), am 8. 8. im unteren Istmotsh-Tal etwa bei 3 300 m und am 10. 8. 71 im Wazit-Tal in der gleichen Höhenlage. Die Beobachtung im Tolibai-Tal liegt danach ausnahmsweise hoch. Dafür spricht auch die Tatsache, daß ich im gesamten Kleinen Pamir kein einziges Mal einen Mauerläufer sah.

Emberizidae — Ammern

Emberiza cia:

Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, ♂, Fl. 80 mm, Daria-e-Issik (3200 m) 8. 7. 1971, ♀, Fl. 85 mm, Kotal-e-Dalez (3500 m) 9. 7. 1971, ♂, 83 mm.

Die Zippammer war ein Vogel der unteren und mittleren Gebirgslagen. Auch am Boroghil-Paß (30. 7. 71) erschien die Zippammer nicht höher als 3 500 m.

Fringillidae — Finken

Serinus pusillus:

Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, ♀, Fl. 70 mm.

Im Wakhan-Tal und seinen Nebentälern sah ich hin und wieder Rotstirngirlitze. Sie kamen in Höhen von 2 900 m — 3 400 m vor. Das östlichste Vorkommen fand ich am 11. 7. 71 bei Langar (3 400 m).

Acanthis flavirostris montanella:

Kotal-e-Dalez (3500 m) 9. 7. 1971, ?, Fl. 75 mm, 28. 7. 1971, ♀, 78 mm, Tolibai-Tal (3800 m) 6. 8. 1971, ♀, 66 mm.

Den Berghänfling fand ich in höheren Lagen oberhalb der Baumgrenze.

Leucosticte nemoricola altaica:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Kotal-e-Dalez (3700 m) 9. 7. 1971, Boroghil-Paß (3500 m) 30. 7. 1971, Kharitsh (3000 m) 1. 8. 1971, Fl. 4 ♂ 87—100, 1 juv. 95 mm.

Alle Belegstücke des Waldrosenfinks stammen aus einem Höhenbereich zwischen 2 900 und 3 700 m. Ich glaube aber, daß dieser Fink auch in höheren Lagen vorkommt, wenngleich es auch sehr schwer ist, diese Art nur durch Sichtbeobachtung zu identifizieren. Hüe & Etchécopar (1970) geben an, daß das Brutgebiet dieses Finken zwischen 4 000 und 5 000 m liegt. Im Pamir scheint es niedriger zu sein, da das Belegstück aus Kharitsh (3 000 m) eindeutig ein Jungvogel war. Paludan (1959) fand geschlechtsreife Tiere auch in Nuristan bei 2 900 m und in Badakhschan sogar bis 2 500 m hinab.

Leucosticte brandti pamirensis:

Gesammelt am Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 14. 7. 1971, in Qizil-Qabtshal (4200 m) 15. 7. 1971, Tshelab (4300 m) 19. 7. 1971, Qara Tash (4020 m) 22. 7. 1971, Kotal-e-Dalez (3800 m) 28. 7. 1971, Fl. 4 ♂ 115—117, 1 ♀ 110, 2 juv. 110—114 mm.

Den Felsrosenfink sah ich viel häufiger als den Waldrosenfink, im Gegegensatz zu diesem jedoch nur in höheren Gebirgslagen von 3 800 m bis 4 600 m.

Rhodopechys sanguinea sanguinea:

Ab-Gatsh (2800 m) 4. 7. 1971, ♀, Fl. 95 mm, Qala-e-Ust (2900 m) 4. 7. 1971, ♂, Fl. 100 mm, Tolibai-Tal (3900 m) 6. 8. 1971, ♂, Fl. 104 mm.

Im Wakhan-Tal zwischen 2 800 und 3 100 m Höhe sah ich den Rotflügelgimpel häufig, dagegen nur ein einziges Mal bei 3 900 m (Belegstück: Tolibai-Tal).

Carpodacus erythrinus ferghanensis:

Gesammelt in Qala-e-Ust (2900 m) 5. 7. 1971, Neshtkhaur (3050 m) 6. 7. 1971, Daria-e-Issik (3200 m) 8. 7. 1971, Semestani Barak (3300 m) 10. 7. 1971, Zartigar (3300 m) 29. 7. 1971, Boroghil-Paß (3600 m) 30. 7. 1971, Fl. 6 ♂ 80—86 mm, 1 ♀ 88 mm.

Der Karmingimpel war im Wakhan-Tal und seinen Seitentälern sehr häufig, kam aber auch bis in Höhen von 4 200 m vor, so am 23. 7. 71 bei Duan-Su im Waghdjir-Tal.

Carpodacus rubicilla:

Langar (3400 m) 25. 7. 1971, ♂, Fl. 107 mm

Den Berggimpel, der ein typischer Hochgebirgsvogel ist, sah ich nur ein einziges Mal in einem kleineren Trupp über Langar fliegen.

Passeridae — Sperlinge

Passer montanus dilutus:

Deh Ghulaman (3040 m) 1. 8. 1971, ♀, Fl. 74 mm, Sargaz (2950 m) 11. 8. 1971, ♂, Fl. 74 mm.

Im ganzen Gebiet des Wakhan-Tales kommt der Feldsperling als Brutvogel vor. Das Verbreitungsgebiet deckt sich mit dem Wohngebiet der Akkerbau treibenden Wakhi-Bevölkerung. In den höher gelegenen Siedlungen der Viehzüchter sah ich niemals Sperlinge.

Montifringilla nivalis alpicola:

Langar (3400 m) 11. 7. 1971, ♂, Fl. 115 mm, Kharaba-e-Tash (3600 m) 12. 7. 1971, ?, Fl. 105 mm.

Bis zu einer Höhe von 4 200 m begegnete mir der Schneefink, wenn auch nicht allzu häufig. Am 12. 7. 71 beobachtete ich bei Kharaba-e-Tash gerade flügge Junge, die von ihren Eltern gefüttert wurden.

Sturnidae — Stare

Sturnus roseus:

Am 12. 8. 71 sah ich auf dem Wege von Sargaz nach Qala-Pandja einen kleinen Schwarm Rosenstare umherstreifen.

Oriolidae — Pirole

Oriolus oriolus:

Einen Pirol sah ich nur am 13. 8. 71 zwischen Kahndud und Qala-Pandja bei 2 800 m.

Corvidae — Rabenvögel

Pyrrhocorax pyrrhocorax docilis:

Kol-e-Tshaqmaqtin (4000 m) 17. 7. 1971, ♂, Fl. 280 mm, Kotal-e-Dalez (3600 m) 28. 7. 1971, juv., Fl. 280 mm

Alpenkrähen waren im gesamten Gebiet sehr häufig, und ich fand sie bis in Höhen von 4600 m.

Pyrrhocorax graculus digitatus:

Alpendohlen beobachtete ich bis in Höhen von 4 000 m. Bis dahin waren sie ebenso häufig vertreten wie die Alpenkrähen. Der Pamir gehört nach Vaurie (1959) zum Verbreitungsgebiet der Subspecies *P. g. digitatus.*

Pica pica bactriana:

Sargaz (2950 m), 11. 8. 1971, ♀, Fl. 205 mm.

Elstern beobachtete ich im Wakhan-Tal und seinen Seitentälern bis zu 3 400 m Höhe.

Corvus corax:

Raben sah ich stets paarweise am 4. 7. 71 bei Ab-Gatsh (2 800 m), in der Zeit vom 14. — 20. im Gebiet des Kol-e-Tshaqmaqtin (4 000 m) sowie am 22. 7. 71 im Waghdjir-Tal bei Qara-Tash. Leider erhielt ich kein Belegstück, um die Subspeciesfrage, *subcorax* oder *tibetanus,* zu klären.

Schlußbetrachtung

Die Expeditionsroute erfaßte ein Gebiet von ca. 150 km in der West-Ostausdehnung und maximal 50 km in der Nord-Südausdehnung. Zwei Landschaftstypen sind ausgeprägt: das Wakhan-Tal und das Gebirge. Im Wakhan-Tal, dessen Sohle von Khandud bis Sarhad in wechselnder Breite langsam von 2 800 m auf 3 100 m ansteigt, finden sich Weidenhaine und Sanddorngebüsch. Es wird außerdem Ackerbau betrieben. Gerste, Hirse und einige Hülsenfrüchte werden angebaut.

Das Gebirge steigt von diesem Tal steil an, die Baumgrenze bei 3 500 m überquerend, durchweg Spitzen von 5 000 m bis max. 6 281 m erreichend. Auch der Wakhan-Fluß gewinnt durch einen Gebirgsdurchbruch nach Osten rasch an Höhe. Die Baumgrenze überquert er östlich von Langar. Charakteristisch für das Pamirgebiet sind die eigentlichen Pamire, weite Hochsteppen in etwa 4 000 m Höhe, in denen zumeist große Moränenseen liegen wie der Kol-e-Tshaqmaqtin und der Zor-Kol.

Abgesehen von Durchzüglern wie *Anas clypeata, Phalaropus lobatus, Gallinago media* und *Grus grus* kamen folgende Arten von tieferen Lagen bis in die 4 000 m hohen Hochsteppen vor:

Tadorna ferruginea, Anas strepera, Mergus merganser, Aquila chrysaetos, Falco pelegrinoides, Alectoris chukar (nur bis 3 800 m), *Fulica atra, Tringa totanus, T. glareola, T. hypoleucos, Sterna hirundo, Coracias garrulus, Upupa epops, Eremophila alpestris, Delichon urbica, Motacilla citreola, Cinclus pallasii* (nur bis 3 750 m), *Phoenicurus ochruros, Oenanthe deserti, Acanthis flavirostris, Leucosticte nemoricola, Rhodopechys sanguinea, Carpodacus erythrinus, C. rubicilla, Montifringilla nivalis, Pyrrhocorax pyrrhocorax, P. graculus, Corvus corax.*

Nur oberhalb von 3 500 m erschienen außerdem:

Anser indicus, Gypaetus barbatus, Tetraogallus himalayensis, Charadrius mongolus, Columba leuconota, Cinclus cinclus, Prunella himalayana, P. fulvescens, Phoenicurus erythrogaster und *Leucosticte brandti.*

Als ausgesprochene Hochgebirgsvögel, die ich oberhalb 4 000 m bis 4 500 m antraf, sind folgende Arten zu bezeichnen: *Gypaetus barbatus, Tetraogallus himalayensis, Tringa glareola, Apus apus, Phoenicurus ochruros, Phoenicurus erythrogaster, Leucosticte brandti* und *Pyrrhocorax pyrrhocorax.*

Nur im Wakhan-Tal und an den anderen unteren Flußläufen bis zur Baumgrenze kamen vor: *Netta rufina, Columba rupestris, Streptopelia orientalis, Athene noctua, Motacilla alba, Luscinia svecica, Chaimarrornis leucocephalus, Rhyacornis fuliginosus, Myophonus caeruleus, Oenanthe oenanthe, O. isabellina, Phylloscopus collybita, P. inornatus, P. trochiloides, Emberiza cia, Serinus pusillus* und *Pica pica.* Alle anderen Arten blieben weiter unterhalb der Baumgrenze und sind teilweise eng an die Felder und Wohnsiedlungen der seßhaften Bevölkerung gebunden, wie *Neophron percnopterus, Alauda gulgula* und *Passer montanus*. Einige Arten reichen schließlich gerade ins Beobachtungsgebiet hinein, wie *Caprimulgus europaeus, Lanius schach, Sturnus roseus* und *Oriolus oriolus* und können daher kaum zur eigentlichen Avifauna des Pamir gerechnet werden.

Abschließend sei noch auf folgende jeweils verwandte Arten aufmerksam gemacht, die sich vertikal gegenseitig ausschließen:

a) *Neophron percnopterus* bis 3 100 m
Gypaetus barbatus ab 3 500 m.

b) *Alectoris chukar* bis 3 750 m
Tetraogallus himalayensis ab 3 800 m.

c) *Columba rupestris* bis 3 600 m
Columba leuconota ab 4 000 m.

d) *Cinclus pallasii* bis 3 750 m
Cinclus cinclus ab 3 750 m

e) *Chaimarrornis leucocephalus* bis 3 400 m.
Phoenicurus erythrogaster ab 3 700 m; dagegen war *Phoenicurus ochruros* in allen Höhenlagen von 2 800 bis 4 500 m vertreten.

f) *Leucosticte nemoricola* bis 3 700 m
Leucosticte brandti ab 3 800 m.

Literatur

Dementiev, G. P., und N. A. Gladkov (1951—56): Die Vögel der Soviet-Union. — Moskau (russisch).

Hüe, F., und R. D. Etchécopar (1970): Les Oiseaux du Proche et du Moyen Orient. Boubée & Cie., Paris.

Niethammer, G., und J. Niethammer (1967): Neunachweise für Afghanistans Vogelwelt. — J. Orn. 108: 76—80.

Paludan, K. (1959): On the birds of Afghanistan. — Vidensk. Medd. Dansk naturh. For. 122: 1—332.

Reinig, W. F. (1932): Beiträge zur Faunistik des Pamir-Gebietes. — 2 Bde. in Wissenschaftliche Ergebnisse der Alai-Pamir-Expedition, Teil III, Reimer & Vohsen, Berlin.

Sarudny, N. A. (1926): Matériaux pour servir à l'étude des oiseaux du Pamir et des pays adjacents. — Bull. Soc. Nat. Moscou 35: 233—287 (russ.; frz. Resumé von A. Menzbier).

Schäfer, E. (1938): Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. — J. Orn. 86, Sonderheft.

Sharpe, R. B. (1891): Scientific results of the Second Yarkand Mission, based upon the collections of Ferdinand Stoliczka. Aves. — London.

Vaurie, C. (1959 und 1965): The birds of the palearctic fauna. — 2 Bde., London.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. Nogge, 53 Bonn 1, Institut für angewandte Zoologie, An der Immenburg.

Zur Vogelwelt des afghanischen Pamir und des Darwaz

Von

G. NIETHAMMER, Bonn

Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag, in Erinnerung an gemeinsame Reisen vor 40 Jahren ins unerforschte Paphlagonien

Über seine ornithologischen Beobachtungen im Jahre 1971 berichtete Nogge (s. o. S. 254). Im folgenden seien die entsprechenden Befunde der beiden anderen Expeditionen in den Jahren 1965 und 1972 kurz zusammengefaßt. Das Itinerar von E. Kullmann, J. Niethammer und G. Kühnert (Säugetierausbeute s. o. S. 237 unter Naumann und J. Niethammer) lautet (vgl. auch Reisebericht von Kullmann in „Freunde des Kölner Zoo" 1968/69, Jg. 11, H. 4: 107-122):

1. 9. 1965	Faizabad — Ishkashim
2. 9. 1965	Ishkashim — Qala-e-Pandja (2800 m)
4. 9. 1965	Qala-e-Pandja — Baba Tangi (3000 m)
5. 1. 1965	Baba Tangi bis Paß vor Tolibai-Tal (4200 m)
6.— 9. 9. 1965	Tolibai-Tal (4000 m)
10. 9. 1965	Rückritt bis 3750 m NN
11. 9. 1965	bis Qala-e-Pandja
13. 9. 1965	Rückfahrt Faizabad

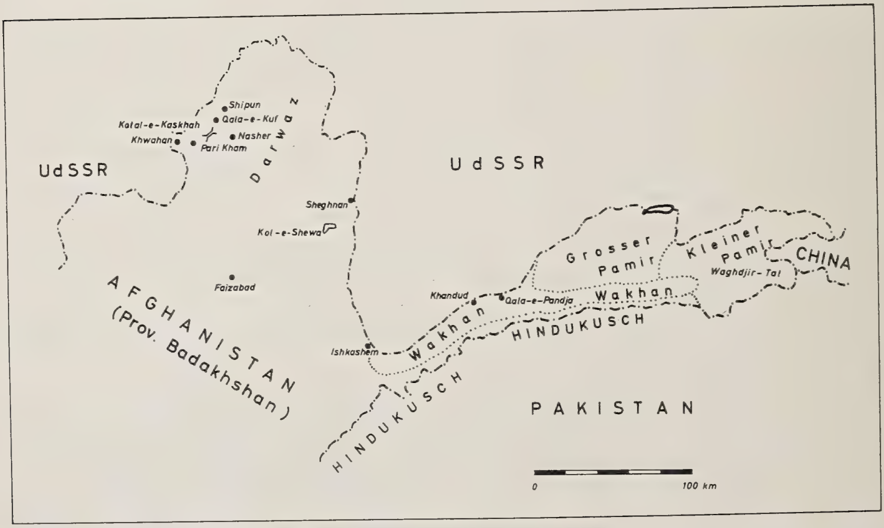

Shipun
Qala-e-Kuf
Katal-e-Kaskhah
Khwahan
Nasher
Pari Kham
Darwaz
UdSSR
U d S S R
Sheghnan
Kol-e-Shewa
Faizabad
AFGHANISTAN
(Prov. Badakhshan)
Grosser Pamir
Kleiner Pamir
CHINA
Waghdjir-Tal
Khandud
Qala-e-Pandja
Wakhan
Wakhan
HINDUKUSCH
Ishkashem
HINDUKUSCH
PAKISTAN
0
100 km

Abb. 1: Übersichtskarte der afghanischen Landschaften Darwaz, Wakhan, Großer und Kleiner Pamir. Die einzelnen Fundorte in den drei letztgenannten Gebieten sind auf Abb. 2 bei Naumann & Niethammer (1973) eingetragen.

Über die Lage des afghanischen Pamir informiert Abb. 1, für deren Anfertigung ich Herrn Dr. C. Naumann danke; die Reiseroute der Expedition von 1972 ist auf Abb. 2 bei Naumann und J. Niethammer (s. o. S. 239) eingetragen. Auf beiden Reisen wurden ornithologische Beobachtungen gemacht und mir von J. Niethammer (J. N.) und C. Naumann (C. N.) mitgeteilt. Während aber die Sammelausbeute 1965 zahlenmäßig gering war, gelang es dank der beiden jungen Mediziner Arnim und Hertha Brade aus Kiel, die an der Expedition 1972 teilnahmen und zuvor das Präparieren von Vögeln gelernt hatten, die relativ stattliche Zahl von 116 Vögeln zu sammeln, woran sich auch C. Naumann beteiligte (Sammler zitiert als B. & N.). Diese Kollektion und auch ein Teil der Ausbeute von 1965, deren übrige Bälge mir in Kabul vorgelegen haben, gelangte ins Zool. Forschungsinstitut und Museum Koenig (ZFMK). Das Itinerar der Expedition von C. Naumann mit Teilnehmern (deren Namen s. o., auch unter Naumann und J. Niethammer S. 237) lautet:

Darwaz-Expedition 1972 (Brade/Naumann)

Khwahan (11. 7.) — Kotal-e-Kaskha (12.—15. 7.) — Nasher/Kuf-Tal (16.—19. 7.) — Shipun/Kuf-Tal (20.—21. 7.) — Qala-e-Kuf (22.—23. 7.) — Wargh/Kuf-Tal (24. 7.) — Pari-Kham oberhalb Khwahan (25.—30. 7.) — Khwahan (31. 7.)

Pamir-Expedition 1972 (Brade/Habibi/Naumann/Petocz)

1. Wakhan: Qala-e-Pandja (3. 8.) — Sargaz (4. 8.)

2. Großer Pamir: Kotal-e-Sargaz (5. 8.) — Darrah-e-Tolibai (6.—9. 8.) — Mundjilak (10. 8.) — Djermastirt (11. 8.) — Elghunak (12.—13. 8.) — Muqur-e-Beshkunak (14. 8.) — Shaur (15. 8.) — Zor Kol (Victoriasee) (16. 8.) — Shaur (17. 8.) — Kotal-e-Shaur (Südseite) (18. 8.) — Darrah-e-Shpodgis (19. 8.)

3. Kleiner Pamir: Ghörümdeh (20. 8.) — Zor Aq Djelgha (21.—22. 8.) — Ütsh Djelgha (23. 8.) — Terghen Qorum (24.—29. 8.) — Pit Djelgha (25. 8.) — Bzhai Gumbaz (30. 8.)

4. Wakhan: Darrah-e-Toz (31. 8.) — Sarhad (1. 9.) — Kezget (2. 9.) — Qala-e-Pandja (3.—5. 9.)

Darwaz und Pamir

(Kurze Charakteristik von C. Naumann)

Als Pamire werden die zwischen dem Wakhan-Fluß (im oberen Teil Waghdjir genannt) im Süden und dem oberen Teil des Alai-Flußes im Norden gelegenen Gebiete bezeichnet. Im Osten endet das Gebiet mit der Sarikol-Kette (im Bericht der 2nd Yarkand Mission Sirikol), jedoch ist auch der auf chinesischem Gebiet östlich des Waghdjir-Tales gelegene Taghdumbash-Pamir noch hierher zu rechnen. Nach Reinig (1932) läßt sich das Gebiet nach Westen durch eine etwa von Qala-e-Pandja nach Osch gezogene Linie begrenzen. Westlich davon liegen die sogenannten „westlichen Täler" mit den Landschaften Shakh-Darrah, Gunt (Alitshur), Bartang, Jasqulam und Wantsh.

Das südlich des Amu-Darya-Knies auf afghanischem Gebiet gelegene Hochgebirge mit Höhen über 5 000 m ist der Darwaz, der sich auf russischem Gebiet nach Norden fortsetzt. Die Hauptwasserscheide des Darwaz verläuft etwa von NE nach SW. Die Ostseite ist relativ regenarm (wenn auch noch erheblich regenreicher als der afghanische Pamir), die Westseite hingegen erstaunlich regenreich. Selbst in den relativ geringen Höhen von 3 500 m lagen Ende Juli 1972 noch zusammenhängende Schneefelder, während die Gipfelketten von 4 000—5 000 m Höhe fast ganz unter Schnee lagen. Die Schneegrenze liegt also etwa 1 000 — 1 500 m niedriger als im Großen Pamir.

Das von Brade und Naumann 1972 besuchte Gebiet liegt auf der Westseite des afghanischen Darwaz, etwa auf der Höhe von Dushanbe (=Stalinabad, Tadjikische SSR).

Zur Ausbeute

Auf den beiden hier behandelten Pamir-Expeditionen wurden 145 Vögel (29 im Jahre 1965, 116 im Jahre 1972) gesammelt, die sich auf 50 Arten verteilen. Diese Ausbeute entspricht also ungefähr derjenigen von Nogge 1971, bedeutet aber doch eine erhebliche Ergänzung, da 31 im folgenden aufgeführte Spezies von Nogge nicht festgestellt worden sind. Zugleich läßt sich daraus aber auch folgern, daß sich aus diesen drei ersten zoologischen Expeditionen in den afghanischen Pamir, an denen kein Fachornithologe beteiligt war, sicherlich keine auch nur annähernd vollständige Liste der Vögel des afghanischen Pamir (Durchzügler inbegriffen) gewinnen läßt. Insbesondere sind feldornithologisch schwierige Arten wie etwa Pieper, Laubsänger und Grasmücken gegenüber den „unproblematischen" untervertreten.

Insgesamt liegen also nun 276 Bälge aus diesen bisher ornithologisch jungfräulichen Gebieten vor, d. h. mit sicheren Bobachtungen sind jetzt 107 Arten nachgewiesen. Auf den afghanischen Pamir und Wakhan (von Qala-e-Pandja an ostwärts) entfallen hiervon genau 100 Spezies (die in der folgenden Liste auf dem Gebiet zwischen Faizabad und Qala-e-Pandja festgestellten Arten, die im Kleindruck aufgeführt sind, nicht mitgezählt). 7 Spezies wurden nur im Darwaz nachgewiesen. Hier stellten die Teilnehmer der Expedition von 1972, die ja als einzige Zoologen bisher in diesem nördlichsten Zipfel Afghanistans gewesen sind, weitere 14 Arten fest, die auch aus dem afghanischen Pamir bekannt wurden. Mit insgesamt 21 Arten ist die Liste der Vögel des Darwaz gewiß noch lückenhafter als die des Pamir und Wakhan. Immerhin sei sie hier als erste Information über die Vogelwelt dieses Gebietes ebenfalls mitgeteilt.

Es war zu erwarten, daß die Ornis des afghanischen Wakhan-Korridors derjenigen des russischen Pamir, von der sie nur durch eine politische Grenze geschieden ist, weitgehend entspricht und für den Ornithologen kaum Überraschungen bereithält. Ein Vergleich unserer Artenliste mit der neuesten, von Ivanov 1969 veröffentlichten Avifauna des russischen Pamir-Alai (Izdatelstwo Nauka, Leningrad) zeigt denn auch große Übereinstimmung. Ivanov behandelt 370 Spezies. Von diesen sind in einer Liste 138 Arten zusammengestellt, die den Pamir entweder im Frühling oder im Herbst oder in beiden Zugzeiten überfliegen. *Anthus hodgsoni* kann hier von afghanischer Seite hinzugefügt werden und auch *Grus grus,* den Ivanov nur für das Gebiet um den See Iskenderun, nicht als Überflieger des Pamir anführt. Die Diskrepanz in der Artenzahl (370 zu 100) beruht freilich nicht nur auf der viel gründlicheren Erforschung der Fauna des russischen Pamirs, sondern auch auf dem Umstand, das Ivanov mit dem russischen Pamir-Alai ein viel größeres und ökologisch reicher gegliedertes Areal behandelte als es der afghanische Wakhan-Zipfel ist. Überdies beschränkten sich die 3 Expeditionen zeitlich auf Juli und August bis Mitte September, d. h. daß über Heimzügler, die gewiß auch den afghanischen Pamir-Korridor passieren, noch gar nichts bekannt ist. Ivanov nennt 71 Arten, die im Frühling nachgewiesen wurden, unter ihnen allerdings nur wenige, die bisher im Herbst nicht beobachtet worden waren.

Schließlich muß man sich die relative Eintönigkeit dieses Hochlandes vor Augen halten, das überhaupt erst bei 2 800 m beginnt und außer Sanddorn-Gebüsch, Weidenhainen und Wacholder kaum eine Gestrüpp-, geschweige denn Baumregion aufweist. Reinig erwähnt in seinen „Beiträgen zur Faunistik des Pamir-Gebietes" (1932, Bd. 1: 70-71) nur 36 Vogelarten. Im Vergleich damit ist unsere Liste von 100 Arten in den afghanischen Pamiren und 21 im Darwaz sogar ziemlich umfangreich.

Während also im afghanischen Pamir bisher mit Ausnahme des Durchzüglers *Anthus hodgsoni* keine einzige Vogelart festgestellt wurde, die aus dem russischen noch unbekannt wäre, konnten doch einige Vogelarten als Brutvögel Afghanistans nur im Pamir, nicht aber im afghanischen, d. h. westlichen Hindukusch nachgewiesen werden, so *Anser indicus, Anas strepera* (Nogge S. 256), *Netta ruffina* (Nogge; auch in Seistan brütend), *Mergus merganser* (Nogge), *Charadrius mongolus, Columba leuconota* (von Paludan allerdings in Nuristan als Brutvogel nachgewiesen), *Columba rupestris* (Nogge; geht noch bis Zebak, wo sie Koelz gesammelt hat, und nach Paludan bis Nuristan), *Phoenicurus erythrogaster* (im Hindukusch nur Durchzügler), *Prunella himalayana* (die von mir Anfang September freilich noch im nordöstlichen afghanischen Hindukusch gefunden wurde), *Leucosticte brandti* und *nemoricola* (von Paludan in Nuristan bzw. Badakshan, von mir auch im nordöstlichen afghanischen Hindukusch im Pandjir-Gebirge und am Salang festgestellt).

Umgekehrt gibt es einige Gebirgsvögel, die wohl im Hindukusch beheimatet sind, aber dem Pamir fehlen. Typisch hierfür ist *Montifringilla theresae* (im afghanischen Hindukusch bei 3 000 m und darüber).

Über Unterschiede auf Subspezies-Niveau zwischen Pamir und Hindukusch läßt sich mangels umfachreicheren Materials aus dem Pamir kaum etwas aussagen. Die Übereinstimmung beider Gebiete scheint mir aber bedeutend zu sein (Beispiel: *Tringa totanus).*

Liste der beobachteten und gesammelten Vogelarten [1])

* *Ardea cinerea:* 1 am 13. 9. 1965 bei Zebak

Anser indicus: C. Naumann (C. N.) beobachtete am 16. 8. 1972 am Zor Kol (Victoria-See) 3 Ex. aus größerer Entfernung und am 28. 8. 1972 am Kol-e-Tshaqmaqtin mehrere Ex. aus nur 25 und 50 m.

Tadorna ferruginea: C. N. sah am 28. 8. 1972 am Zor Kol 2 vorüberfliegende und am 28. 8. auf dem Kol-e-Tshaqmaqtin etwa 20 Ex.

* *Anas platyrhynchos:* 50—100 am 1. 9. 1965 bei Zebak

* *Anas querquedula*: 1 ♂ (frisch vermausert) am 17. 8. 1972 bei Darah-e-Shaur in 4 000 m Höhe gesammelt.

* *Anas crecca:* 1 am 8. 9. 1965 auf einem kleinen Bach im Pamir bei 4 000 m beobachtet (J. N.).

* *Milvus migrans*: C. N. sah einen kreisenden Schwarzmilan am 13. 8. 1972 bei Elghunak in 3 800—3 900 m Höhe.

Aquila chrysaetos: C. N. sah am 16. 8. 1972 mehrere über dem Paß Kotal-e-Shaur (4 800 m) segelnde Steinadler.

* *Gyps fulvus*: 2 am 8. 9. 1965 bei 4 000 m im Pamir beobachtet (J. N.)

Gypaetus barbatus: 1 am 8. 9. 1965 bei 4 000 m (J. N.) und 1 über der Paßhöhe von Kotal-e-Wazit bei 4 400 m (C. N.).

* *Circus aeruginosus:* Etwa 6 am 1. 9. 1965 bei Zebak, auch später vereinzelt im unteren Wakhan-Tal; 1 am 4. 9. 1965 in Baba Tangi. Mehrfach braune weißbürzelige Weihen (spec. ?) beobachtet, so am 31. 9. bei Keshem, im Pamir bis 3 800 m, zuletzt mehrere am 12. 9. 1965 (J. N.).

* *Falco subbuteo:* Etwa 15 am 31. 8., 1. 9. und 13.—14. 9. 1965 um Faizabad.

Tetraogallus himalayensis: Großer Pamir: Kotal-e-Sargaz, 4 600 m, 5. 8. 1972. Beim Abstieg auf der Nordseite bei leichtem Nebel und Nieselregen überall in den Wänden rufend.

---

[1]) In der Anordnung wie Paludan, der auch Nogge gefolgt ist. Ein Sternchen vor dem Namen * bedeutet: von G. Nogge 1971 nicht festgestellt. Im Kleindruck sind Arten erwähnt, die nur westlich Qala-e-Pandja nachgewiesen worden sind.

Kotal-e-Wazit, 4 400 m, 6.—9. 8. 1972. An nahezu allen Hängen des Passes und seiner weiteren Umgebung sehr häufig, auch Gesperre mit flüggen, aber noch nicht ganz ausgewachsenen Jungvögeln. Vermutlich hier häufiger als in anderen Biotopen, da hier kaum geweidet wird und die Tiere dementsprechend häufiger ungestört zur Brut kommen.

Kotal-e-Shaur, 4 000—4 600 m, 18. 8. 1972. Im Taleingang, an den Wänden zum Paßaufstieg und ganz vereinzelt noch in Gletschernähe rufend.

Kotal-e-Qarabel, 4 500 m, 19. 8. 1972. Auf nahezu vegetationslosen Schieferhalden vereinzelt rufend.

Kleiner Pamir: Eshkeli, 4 400 m, 21. 8. 1972. Vereinzelt rufend.

Wakhan: Auf den Höhen um Sarhad (z. B. Kotal-e-Toghuzbash, 4 000 m) hatten wir am 10. 7. 1971 beim Aufstieg sehr häufig Königshühner gehört. Im Jahre 1972 hörte ich am 3. 9. auf dem Rückmarsch keinen einzigen Vogel mehr, dafür aber an dem vorgelagerten, nur 3 600 m hohen Kotal-e-Dalez (C. N.).

Alectoris chukar: Wakhan: Im Gebiet von Langar (3 500 m, 30. 8. 1972) vereinzelt rufend. Nach den Aussagen der Kirghisen kommt das Chukarsteinhuhn nicht mehr in den Kleinen Pamir, besiedelt jedoch das ganze Wakhan-Tal bis Langar und kurz oberhalb dieses Ortes (C. N.).

Coturnix coturnix: Wakhan: „Bei Sargaz (4. 8. 1972) einzelne Rufe. Im Vorjahr sah ich am 6. 7. bei Deh Ghulaman (2 950 m) ein Gesperre mit noch nicht ganz flüggen Jungen" (C. N.).

Grus grus: Großer Pamir: „Am 27. 8. zogen gegen 10 Uhr früh über das Lager des Kirghisen-Fürsten Rahman Qul ‚Terghen Qorum', 4 000 m, dem Tal folgend von NE nach SW etwa 90 Kraniche und drehten über dem Lager eine Schleife, als ob sie in dessen Nähe landen wollten" (C. N. mit Foto-Beleg).

Charadrius dubius: 1 Ex. wurde am 23. 8. 1972 Terghen Qorum in 4 000 m Höhe gesammelt.

Charadrius mongolus pamirensis: 1 ♂, 1 ♀ und 1 weiteres Ex. ohne Geschlechtsangabe wurden am 29. 8. 1972 in Terghen Qorum bei 4 000 m gesammelt. Gewicht ♂ 52, ♀ 59 g.

Tringa totanus eurhinus: Der Rotschenkel wurde schon von J. Niethammer am 4. 9. 1965 im Pamir beobachtet und ist, wie Nogge festgestellt hat, Brutvogel des Pamir. Die von ihm im Juli 1971 gesammelten Vögel haben eine Flügellänge von 150—160 (4 ♂) und 155—160 mm (5 ♀). Von Brade & Naumann wurde ein ♀ am 16. 8. 1972 am Zor Kol (4 000 m) im Großen Pamir gesammelt. C. N. sah Rotschenkel „zusammen mit nicht identifizierten Regenpfeifern *(dubius?)* häufig auf den Quellrasen zwischen dem Shaur-Tal und dem Zor Kol (16. 8. 1972), besonders häufig in der Nähe eines Tümpels, der als Wasserreservoir der Kirghisen an einem Winterlager angelegt war." Ferner beobachtete er Rotschenkel am 28. 8. häufig auf Quellrasen und in Bachnähe im Ak-su-Tal am östlichen Abfluß des Kol-e-Tshaqmaqtin.

Brutvögel aus Pamir und Dasht-e-Nawar (♂ 4. 6. 1969 im ZFMK) sind oben deutlich mehr rostfarben als *T. t. totanus*. Sie sind auch langflügeliger (bis 165 mm). Das Stück vom Zor Kol ist nicht ganz so rostfarben, vor allem aber unterseits sehr hell: weiße Kehle, weißer Körper (Bauch und Flanken) und an Hals und Vorderbrust nur schmal dunkel gestrichelt; Winterkleid? Flügel dieses ♀ 162 mm, Gewicht 129 g.

Thiede hat in seiner in diesen Teilen unveröffentlichten Monographie des Rotschenkels Vögel aus dem Pamir, Ladakh usw. als besondere Subspezies abgetrennt und gibt als Kennzeichen für diese Rasse das Fehlen rostbrauner Farbtöne auf der Oberseite und die bedeutende Größe (11 ♂ 155,5—167 mm, 15 ♀ 156,5—168 mm) an. Diesen Vögeln steht die oberseits sehr rostfarbene, aber kleinflügelige Rasse *T. t. terrignotae* Meinertzhagen (Flügel 144—157,5 mm) aus Ostturkestan, Tibet und der Mongolei gegenüber. Den Namen *eurhinus* beschränkt Thiede auf Vögel aus dem West-Tienshan und sieht in dieser Form eine Misch- oder Übergangsrasse mit rostbrauner Oberseite, aber im Gegensatz zu *terrignotae* bedeutenderer Größe (Flügel 158,5—167 mm). Im Gegensatz zur Ansicht Thiedes müßte nach vorliegendem Material aus Afghanistan die Rasse *eurhinus* auch im Pamir und Hindukusch vorkommen. Ein von mir am 28. 5. 1965 am Ab-e-Istada erlegtes ♂ läßt sich subspezifisch nicht klar determinieren, könnte am ehesten noch ein durchziehender *T. t. totanus* sein. Er könnte nach seinen Merkmalen allerdings auch zu den von Thiede neu beschriebenen Rasse gehören, die nach ihm bis Transkaspien reicht (vielleicht ein später Heimkehrer).

Tringa hypoleucos: 1 ♀ wurde am 29. 8. 1972 bei Terghen Qorum in 4 000 m Höhe gesammelt.

* *Calidris minuta*: 1 ♀ wurde am 28. 8. 1972 bei Terghen Qorum gesammelt.

* *Tringa nebularia:* 1 von Kullmann bei Zebak erlegt, weitere 2—3 hier beobachtet, ferner 2 am 2. 9. 1965. 1 am 29. 8. 1972 bei Terghen Qorum erlegtes ♂ im ZFMK: Gewicht 150 g, Flügel 179 mm; Handschwingen frisch vermausert.

Tringa glareola: 1 von Kullmann am 3. 9. 1965 bei Qala-e-Pandja erlegtes ♂ im ZFMK.

* *Larus ichthyaetus*: „Am Zor Kol, 4 000 m, 16. 8. 1972 gesehen (Feldnotiz: ‚auffallend große Möwe mit scharzem Kopf, viel größer als *Sterna hirundo*')" [C. N.].

Sterna hirundo: Am Zor Kol, 4 000 m, 16. 8. 1972, nicht selten (ca. 8 Ex. beobachtet). Im Gebiet des Kol-e-Tshaqmaqtin zwischen dem 21. und 30. 8. regelmäßig einzelne Ex. beobachtet (C. N.).

Columba leuconota: Vor Qala-e-Pandja am 2. 9. 1965 mehrfach beobachtet.

* *Streptopelia turtur*: „Bei Qala-e-Pandja (2 900 m) zwischen 3. und 5. 9. 1972 große Schwärme, die regelmäßig in die Felder der Wakhis einfielen und daher von diesen bejagt und vertrieben wurden. Nach Auskunft eines Offiziers in Qala-e-Pandja kommen die Turteltauben erst im Herbst, um hier etwa 3 Wochen lang auf den Feldern zu leben" (C. N.).

Streptopelia orientalis: Von J. N. zahlreich im Wakhan-Tal, besonders bei Qala-e-Pandja beobachtet, wo auch eine gefangen wurde. Ferner im Tolibai-Tal bei 4 000 m etwa 20 Ex. am Lager. Von B. & N. 1 ♀ am 18. 7. 1972 im Darwaz (2 500 m) gesammelt.

Bubo bubo: J. N. fand noch in 4 000 m Höhe im Tolibai-Tal 2 große Gewölle, die zweifellos vom Uhu stammten. Sie enthielten nur Knochen von Säugetieren, während andere im russischen Pamir gesammelte Gewölle nach Janossy & Schmidt (Bonn. zool. Beitr. 1970: 45) außer den Resten von 8 Säugetierarten auch die Knochen folgender Vögel bargen: *Tetraogallus himalayensis, Syrrhaptes tibetanus, Gallinula chloropus, Fulica atra, Pluvialis* spec., *Charadrius mongolus, Tringa hypoleucos, Sterna* spec., *Anser indicus, Tadorna ferruginea, Anas querquedula* oder *crecca, Netta rufina, Eremophila alpestris* und *Turdus* spec.

Apus apus: Zahlreich am 2. 9. 1965 hinter Ishkashim, einzelne auch über Qala-e-Pandja am 3. und 4. 9.; am 6. 9. viele bei 4 000 m (J. N.).

Apus melba: Am 1. 9. 1965 ein Schwarm über Faizabad.

Coracias garrulus: Vom 2. bis 4. 9. 1965 wurden auf der Anreise die letzten (nur einzelne) bei Qala-e-Pandja beobachtet (J. N.).

Upupa epops: 1 ♂ vom 14. 9. 1965 aus Qala-e-Pandja und 1 ♂ vom 30. 8. 1972 aus Terghen Qorum (4 000 m) im ZFMK, letzteres mit ganz abgetragenen Handschwingen und (mit Ausnahme der beiden mittelsten) Steuerfedern. J. N. beobachtete Wiedehopfe häufig bei Qala-e-Pandja und noch in 4 000 m Höhe, C. N. am Zor Kol 4 Ex. am 16. 8. 1972 und ein weiteres Ex. im Shaur-Tal südlich des Kotal-e-Shaur in 4 200 m Höhe, ferner vereinzelte Wiedehopfe im Gebiet des Kol-e-Tshaqmaqtin sowie am 1. 9. 1972 5 Ex. bei Barak im Wakhan, die offenbar nach Westen zogen.

Jynx torquilla: Mehrere am 3. und 4. 9. 1965 bei Qala-e-Pandja.

Alauda gulgula: Anfang September 1965 in den Feldern bei Qala-e-Pandja.

* *Calandrella acutirostris:* 1 ♂ 4. 8. 1972 von Sust-e-Bala in 7 900 m Höhe gesammelt. Gewicht 18 g.

Eremophila alpestris albigula: Ohrenlerchen wurden schon von E. Kullmann am 6. 9. 1965 am Tolibai-Paß bei 4 300 m gesammelt (♂ und juv). Mir liegen ferner aus Juli und August 1972 8 ♂ ad., 3 ♀ ad. und 3 juv. vor, die von zahlreichen Fundorten aus dem Darwaz und Pamir zwischen 3 200 und 4 300 m stammen. Ihre Gewichte: ♂ 36—40, ♀ 31—34, juv. 29—31 g. Diese Vögel sind von Ohrenlerchen aus dem Hindukusch (Salang, Dasht-e-Nawar) nicht zu unterscheiden. Bis zum 17. und 20. 8. hat die Mauser noch nicht eingesetzt (alle August-Vögel mit stark abgenutzten Handschwingen), aber das ♂ vom 6. 9. 1965 hat bereits alle HS bis auf die beiden äußersten erneuert und alle Steuerfedern in Blutkielen. Über Verbreitung dieser häufigen Lerche im Pamir berichtete bereits Nogge ausführlich (s. o. S. 261).

Hirundo rupestris: Noch am 31. 8. 1965 wurden 3 fast flügge juv. im Nest 30 km westlich Faizabad gefüttert. Am 11. 9. 1965 bei Qala-e-Pandja. (J. N.).

* *Hirundo rustica*: Anfang September 1965 einige Durchzügler bei Qala-e-Pandja beobachtet (J. N.).

* *Hirundo daurica:* Kullmann schoß 1 Ex. oberhalb Faizabad (J. N.), das aber offenbar nicht präpariert wurde.

Delichon urbica: J. N. sah bei Qala-e-Pandja und Baba Tangi Kolonien an Felswänden und beobachtete Mehlschwalben noch bis 12. 9. 1965 und bei 4 000 m.

* *Anthus hodgsoni*: Am 6. 9. 1965 erlegte Kullmann diesen Pieper bei Qala-e-Pandja bei 4 200 m als Erstnachweis für Afghanistan (J. Orn. 1967: 79). Zahlreiche Pieper sah J. N. im Wakhan-Tal, die den Eindruck von Durchzüglern machten, deren Artzugehörigkeit aber nicht sicher bestimmt werden konnte.

Motacilla citreola calcarata: Von der im Pamir weit verbreiteten Zitronenstelze (s. o. Nogge; C. N. beobachtete sie auch am Zor Kol) lagen mir 2 ♂ ad., 2 ♀ und 2 juv. aus August 1972 vor, die in Darah-e-Tolibai, Darah-e-Shaur und Terghen Qorum in Höhen zwischen 4 000 und 4 400 m gesammelt worden waren. Flügel (z. T. stark abgetragen) ♂ 81—84, ♀ 78—81 mm, Gewicht ♂ 18—20, ♀ 17—19 g. Diese Mauser der ad. hat bei 1 ♂ am 7. August noch nicht begonnen, bei einem ♀ vom gleichen Tage sind dagegen schon alle Schwingen erneuert. 1 ♂ vom 28. August ist mitten im Großgefiederwechsel: Handschwingen 1—7 frisch, links HS 7 etwa halblang, rechts HS 8 erst halblang. Die ad. sind nicht ganz so kohlschwarz oben wie typische *M. c. calcarata*, die ich im Juni 1965 in der Dasht-e-Nawar gesammelt hatte. Pamirvögel tendieren in der Färbung offenbar schon zu *werae*, einer Rasse, die ich in einem Durchzügler am 16. 4. 1965 bei Kabul festgestellt hatte.

* *Motacilla cinerea*: Einzelne Anfang September 1965 im Pamir bis 4 000 m hoch (J. N.).

Motacilla alba personata: Von J. N. bei Qala-e-Pandja und bis mindestens 4 200 m hoch beobachtet, B. & N. sammelten 4 ♀ ad. am 23., 28. und 29. 8. 1972 in Terghen Qorum bei 4 050—4 100 m. Flügel 87—91 mm, Gewicht 22—28 g. Sie sind frisch vermausert und gehören *M. a. personata* an.

* *Lanius collurio isabellinus:* Am 2. 9. 1965 zwischen Ishkashim und Kala-e-Pandja nicht selten, aber auf der gleichen Strecke am 12. 9. erheblich weniger (J. N.).

Lanius schach: Für ihn gilt nach J. N. Anfang September 1965 dasselbe wie für *L. c. isabellinus*. 1 juv. vom 4. 9. 1964 aus Faizabad im ZFMK. C. N. sah am 27. 8. 1972 in Terghen Qorum (4 000 m) einen flüggen Jungvogel, den Kirghisen dort gefangen hatten und der später von einem Hund gefressen wurde, so daß er nicht als Beleg erhalten geblieben ist.

Cinclus cinclus leucogaster: Kullmann schoß am 6. 9. 1965 1 juv. Von J. N. bis 4 200 m hoch beobachtet. 1 ♂ ad. und 1 juv. vom 11. und 27. 8. 1972 aus Terghen Qorum (4 000 m) im ZFMK. C. N. sah Wasseramseln mehrfach bei Mundjilak (10. 8.) und Eghunak (12. und 13. 8. 1972).

Prunella himalayana: Belege: 1 ♂ 9. 8. 1972 Darah-e-Tolibai (4 200 m) und 1 ♀ 14. 7. 1972 im Darwaz (3 200 m). — 1 juv. aus dem Wakhan (4 200 m) aus dem Museum Kabul ohne nähere Angaben. — Die Himalaja-Braunelle, der Paludan nicht begegnete, wurde von mir auch am Salang-Paß im Hindukusch beobachtet, wo ich am 2. 9. 1966 2 Ex. in 3 300 und 3 400 m sammelte (Gewicht 27 und 30 g).

Prunella atrogularis huttoni: Die Schwarzkehlbraunelle, ein häufiger Wintergast im südlichen und nordöstlichen Afghanistan, wurden durch ein von Kullmann erlegtes Ex. schon am 6. 9. 1965 offenbar auf dem Zuge im Pamir nachgewiesen. Frisch vermausert.

Prunella f. fulvescens: Die Fahlbraunelle ist Charaktervogel im hohen Pamir, wo sie besonders in Höhen von 4 000 und 4 200 m vorkommt. Sie wurde hier von den Teilnehmern aller 3 Expeditionen zahlreich beobachtet, am 6. 9. 1965 in 3 Ex. und am 19. und 30. 8. 1972 in 2 ♂ bei Darah-e-Shaur und Ütseh Ojelgha gesammelt. Das Gewicht dieser ♂ betrug 16 und 17 g. Mauser schon beendet. Von mir am Salang im Hindukusch in 3 300—3 400 m Anfang September 1966 gesammelte 6 ♂ wogen 16—22 g.

Luscinia svecica pallidogularis: 1 ♂ 19. 8. 1972 von Darah-e-Shaur (4 200 m) gehört nach Vergleich mit *pallidogularis* und *saturatior* zur ersteren Rasse. Es trug das frische Herbstkleid und wog 18,5 g. Von J. N. wurden einzelne Blaukehlchen vom 4. bis 9. 9. 1965 zwischen 3 000 und 4 300 m beobachtet.

Phoenicurus ochruros phoenicuroides: Anfang September 1965 von Faizabad bis in den Pamir zwischen 2 600 und 4 000 m beobachtet. 1972 zwischen 15. 7. und 19. 8. im Darwaz, bei Kotal-e-Sargaz und Darah-e-Shawz 5 Ex. in 3 500—4 200 m gesammelt. Gewicht 2 ♂ 16,5—18,5, 2 ♀ 15—17 g.

Phoenicurus erythrogaster grandis: J. N. fand diesen großen Rotschwanz 1965 nicht selten oberhalb 3 800 m besonders in Wassernähe. Kullmann erlegte ein mauserndes ♂ am 6. 9. 1965 in 4 200 m, B. & N. sammelten diese Art vom 19. bis 26. 8. 1972 in Darah-e-Shaur, Kotal-e-Ghörümde und Terghen Qorum zwischen 4 000 und 4 300 m; alle im Gefiederwechsel, Gewicht 5 ♂ 24—27, 1 ♀ 23 g. Den Riesenrotschwanz sammelte J. N. am 25. 8. 1965 am Salang-Paß im Hindukusch und Paludan noch in Bamian. Er ist sonst im Hindukusch nicht nachgewiesen, dagegen schon 1874 von Stoliczka bei Qala-e-Pandja gesammelt worden.

* *Phoenicurus erythronotus*: Ein junger Sprosserrotschwanz wurde Anfang September 1965 bei Qala-e-Pandja in 2 800 m erbeutet (J. N.).

* *Monticola saxatilis*: Der im Hindukusch nicht seltene Steinrötel wurde in 3 juv. am 14., 29. und 30. 7. 1972 bei Kotal-e-Kaskha und Par-i-Kham im Darwaz zwischen 2 500 und 3 200 m gesammelt. Gewicht 45—51 g gegenüber 3 ♂ ad. aus dem Hindukusch mit 52—56 g.

* *Saxicola torquata maura:* Einzelne am 2. 9. 1965 im Wakhan-Tal; vom 14. bis 29. 7. 1972 wurden 2 ♂ ad., 3 ♀ ad. und 1 juv. bei Kotal-e-Kaskha, Darah-e-Kuf und Par-i-Kham im Darwaz zwischen 2 400 und 3 200 m gesammelt, 1 ♀ ad. (frisch vermausert) am 31. 8. 1972 in Langar bei 3 500 m. Gewicht ♂ 12—14, ♀ 12,5—13 g.

* *Oenanthe pleschanka:* Vom 20. bis 27. 7. 1972 wurden 1 ♂, 1 ♀ und 1 juv. bei Darah-e-Kuf, Urgun und Par-i-Kham im Darwaz zwischen 2 100 und 2 500 m gesammelt.

Oenanthe deserti: Nur 1 ♂ juv. am 12. 8. 1972 bei Elghurak in 4 000 m Höhe gesammelt.

Oenanthe isabellina: Den Isabellsteinschmätzer beobachtete schon J. N. im Pamir Anfang September 1965 bis zu 3 700 m. 1 ♂ juv. wurde am 11. 8. 1972 bei Mundjilak in 4 000 m Höhe gesammelt.

* *Turdus ruficollis atrogularis*: Die Schwarzkehldrossel, ein häufiger Wintergast in Afghanistan, wurde am 14. 9. 1965 zahlreich bei Qala-e-Pandja in einem Sanddornwäldchen beobachtet; die Vögel fraßen hier Beeren (J. N.). 1 ♀ hier bei 3 000 m erlegt.

* *Phylloscopus griseolus*: Am 14. 7. (1 ♂), 18. 7. (juv.), 27. 7. (♂) und 31. 7. 1972 (sex?) im Darwaz bei Kotal-e-Kaskha (3 200 m), Darah-e-Kuf (2 400 m), Kotal-e-Kaskha (3 200 m) und Par-i-Kham (2 500 m) gesammelt. Gewicht 8—9 g (ebensoviel wogen auch 5 ♂ und 1 ♀, die ich von April bis August in Paghman und am Salang im Hindukusch erlegt hatte).

Phylloscopus trochiloides viridanus: 2 ♂ vom 27. und 31. 8. 1972 aus Terghen Qorum (4 000 m) und Langar (3 500 m) mit Flügeln von 60 und 62 mm und einem Gewicht von 7 und 10 g gehören zu *viridanus*, wogegen ein weiteres ♂ vom 16. 8. 1972 vom Zor Kol (4 000 m) nach allen Kennzeichen die Rasse *Ph. t. ludlowi* repräsentiert. Dieser Vogel (Flügel 62,5 mm Gewicht 8 g) ist noch nicht vermausert, die beiden oben erwähnten von Ende August haben dagegen die Mauser schon hinter sich.

Phylloscopus inornatus humei: 1 ♂ 19. 8. 1972 Darah-e-Shaur (4 200 m) ist frisch vermausert. Gewicht 4 g

* *Sylvia communis icterops*: 1 juv. (Schwanz erst halb lang) am 18. 7. 1972 im Darwaz bei Nasher (Darah-e-Kuf) in 2 500 m Höhe von B. & N. gesammelt. Paludan betont, daß die Dorngrasmücke in Afghanistan nur Durchzügler sei, doch brütet sie nach oben genanntem Beleg nicht nur im Darwaz, sondern auch, wenn auch wohl nur lokal, im Hindukusch, wo ich ein singendes ♂ mit voll entwickelten Gonaden am 4. 6. 1965 in 2 100 m Höhe sammelte.

* *Sylvia nisoria merzbacheri*: 1 Ex. im 1. Ruhekleid, von Kullmann am 3. 9. 1965 bei Qala-e-Pandja erlegt, im ZFMK. Flügel 87 mm. Nach J. N. war die Sperbergrasmücke dort viel seltener als *Sylvia curruca.*

* *Sylvia curruca halimodendri:* 1 ♂ am 27. 7. 1972 bei Par-i-Kham (2 400 m) im Darwaz gesammelt. Gewicht 15 g. Mausert Kleingefieder, Handschwingen schon erneuert. J. N. sah diese Klappergrasmücke sehr zahlreich Anfang und Mitte September 1965 bei Qala-e-Pandja. 4 von Kullmann hier gesammelte Ex. im ZFMK. Flügel 63—68 mm.

* *Muscicapa striata sarudnyi*: 1 ♂ am 30. 7. 1972 in Par-i-Kham im Darwaz (2 700 m) gesammelt. Gewicht 14 g. Die Mauser hat noch nicht begonnen. Dagegen trägt ein von mir am 26. 9. 1966 in Nuristan bei Sinsoe (2 800 m) erlegtes ♂ schon das vollständig vermauserte frische Kleid. Der in Afghanistan recht lokal verbreitete Grauschnäpper wurde schon von Paludan zur Brutzeit in Faizabad beobachtet.

* *Sitta t. tephronota:* Im Darwaz (2 500 m) sammelten B. & N. 1 ♂ am 29. 7. und 1 ♀ am 27. 7. 1972. Gewicht ♂ 31, ♀ 37 g. Das ♂ ist bereits frisch vermausert, beim ♀ ist links die Mauser erst bis zur 4., rechts schon bis zur 6. Handschwinge (diese etwa halblang) fortgeschritten; mittelste Steuerfedern frisch.

Tichodroma muraria: Von C. N. zwischen Qala-e-Ust und Sust am 3. 9. 1972 mehrfach in etwa 2 900 m Höhe an schattiger Felswand beobachtet.

* *Emberiza bruniceps*: Belege: 1 ♂, 1 ♀ 27. 7. 1972 bei Par-i-Kham im Darwaz (2 500 m). Gewicht ♂ 24,5, ♀ 22 g. Das ♂ mausert stellenweise

(Kehle) das Kleingefieder, aber Schwingen- und Schwanz-Mauser haben noch nicht begonnen.

* *Emberiza buchanani*: Von J. N. Anfang September 1965 bei Zebak und Qala-e-Pandja beobachtet.

Emberiza cia par: Belege: 2 ♂, 2 ♀, am 14.—17. 7. 1972 bei Kotal-e-Kaskha und Darah-e-Kuf im Darwaz (2 500—3 200 m); sie sind von 19 anderen afghanischen Zippammern, die ich 1965 und 1966 vor allem im Hindukusch gesammelt habe und die von Martens (Bonn. zool. Beitr. 1972: 115—120) bearbeitet wurden, nicht zu unterscheiden. Gewicht ♂ 17 und 23, ♀ 22 und 22,5 g.

Serinus pusillus: Belege: 1 ♂ ad., 1 juv. vom 27. und 30. 7. 1972 von Pari-Kham im Darwaz (2 500 m) sowie 1 juv. vom 1. 9. 1972 von Barak (3 500 m). Gewicht aller 3 Ex. je 10 g. Das ♂ ad. hat mit Großgefiederwechsel begonnen: einige Steuerfedern (rechts) sowie AS und 1. HS frisch. Das juv. vom 1. 9. wechselt nur Kehlfedern.

* *Carduelis carduelis:* 1 Ex. von J. N. auf dem Weg von Faizabad nach Zebak am 1. 9. 1965 beobachtet.

Acanthis flavirostris: Belege: 5 ♂ 3. 9. 1965 Qala-e-Pandja (2 800 m), alle frisch vermausert.

Leucosticte nemoricola: Belege: ♂ 3. 9. 1965 Qala-e-Pandja (2 800 m), o? 4. 8. 1972 Sust-e-Bala (2 900 m); Gewicht 19,5 g. 3 von mir am Salang im Hindukusch in 3 000 und 3 400 m Höhe gesammelte ♂ ♀ wogen 22 bis 22,5 g. Am 4. 8. hat die Mauser noch nicht begonnen, beim ♂ vom 3. 9. 1965 ist sie schon beendet. Auch ein von mir am 2. 9. 1966 am Salang erbeutetes ♀ trug schon ein fertiges frisches Kleid. Nach J. N. Charaktervogel ihres Standlagers im Tolibai-Tal bei 4 000 m.

Leucosticte brandti pamirensis: 1 ♂ juv. 6. 9. 1965 bei 4 200 m erlegt. B. & N. sammelten zwischen 6. und 23. 8. 1972 8 im Pamir, und zwar in Darah-e-Khoshabad (4 100 m), Darah-e-Tolibai (4 200 m), Mundjilak (4 100 m), Kotal-e-Ghörümde (4 300 m) und Terghen Qorum (4 000 m). Gewicht 6 ♂ 27—31 g, 1 ? 30 und 1 ♀ 27 g. Bis 9. 8. noch 5 Ex. unvermausert, am 11. 8. setzt Gefiederwechsel gerade ein, am 20. und 23. 8. Beginn der Klein- und Großgefiedermauser: HS 1—5 frisch, innere St fehlend, äußere alt.

Rhodopechys sanguinea: Belege: 3 ♂, 1 ♀ 9. 9. 1965 Qala-e-Pandja (2 800 m). 1 ♂ hat die Mauser noch nicht begonnen, 2 ♂ sind mitten im Gefiederwechsel, 1 ♀ trägt bereits das frische Kleid. Bei den beiden mausernden ♂ stehen nur noch die stark abgenutzten äußersten 4 HS, die St werden zentrifugal erneuert.

* *Carpodacus rhodochlamys kotschubeii:* Beleg: 1 ♀ 27. 7. 1972 im Darwaz (2 700 m). Gewicht 40 g.

Carpodacus erythrinus ferghanensis: Belege: 1 ♂, 1 ♀ 1. 9. 1965 Ishkashim (2250 m); 5 ♂, 1 ♀ vom 18. 7. bis 2. 9. 1972 Darah-e-Kuf (2400 m) im Darwaz, Sust-e-Bala (2 900 m), Langar (3 500 m) und Deh Ghulaman (3 000 m). Gewicht 5 ♂ 21—24, 1 ♂ 22 g. Gefieder ganz abgenutzt, aber die Mauser hat bis Anfang September noch nicht eingesetzt. Karmingimpel des Darwaz und Pamir sind typische *ferghanensis*, deren ♂ sich durch ihr leuchtendes Rot auszeichnen. Von mir gesammelte Durchzügler aus Ostafghanistan und der Umgebung Kabuls unterscheiden sich durch den viel gedämpfteren roten Farbton der alten ♂ deutlich und gehören gewiß der Nominatform an.

* *Petronia petronia:* 1 Ex. 1. 9. 1965 bei Ishkashim (2 200 m) gesammelt. Hier in großen Schwärmen Anfang September 1965 (J. N.).

* *Passer domesticus*: Einige wenige bei Qala-e-Pandja (2 800 m) am 12. 9. 1965 beobachtet (J. N.).

Passer montanus dilutus: Belege: 1 ♀ 19. 7. 1972 Darah-e-Kuf (2 500 m). 1 ♀ 31. 7. Par-i-Kham (2 000 m) und 1 ♂ 5. 8. 1972 Sargaz (3 000 m). Flügel ♂ 75, ♀ 69—70 mm; Gewicht ♂ 22, ♀ 20—21 g.

Montifringilla nivalis alpicola: Belege: 2 ♂, 3 ♀ 13.—15. 7. 1972 Kotal-e-Kaskha (3 200 m) im Darwaz. Gewicht ♂ 32 und 36, ♀ 34—37 g. Großgefieder stark abgenutzt, Beginn der Kleingefiedermauser an der Kehle.

Sturnus: Sowohl *St. vulgaris* als auch *St. tristis* am 31. 8. und 14. 9. 1965 bei Faizabad, ersterer in großen Schwärmen, aber beide nicht im Pamir gesehen (J. N.).

Oriolus oriolus: Beleg: 1 ♀ 3. 9. 1965 Qala-e-Pandja (2 800 m).

Pyrrhocorax pyrrhocorax: Im Pamir zwischen 2 800 und 4 000 m häufiger gesehen (J. N.). Bei Kotal-e-Kaskha (3 500 m) im Darwaz waren Alpenkrähen nach C. N. ebenfalls sehr häufig.

Pica pica: Die Elster ist bei Qala-e-Pandja häufig (J. N.). Kullmann erlegte hier am 3. 9. 1965 ein juv. B. & N. sammelten einen Nestling am 27. 7. 1972 in Par-i-Kham (2 500 m) im Darwaz.

Corvus monedula: Große Schwärme wurden noch um Faizabad beobachtet (J. N.), und 1 juv. wurde von Kullmann am 31. 8. 1965 erlegt. Im Pamir und Darwaz wurden aber keine Dohlen gesehen.

Corvus corax: „Als am 9. 9. 1965 2 von Kullmann erlegte Marco-Polo-Schafe zum Lager im Tolibai-Tal (4 000 m) herabtransportiert wurden, folgten 5 Kolkraben. Sonst wurden nur wenige beobachtet" (J. N.).

Zusammenfassung

Auf 2 zoologischen Expeditionen (1965 und 1972) konnten im afghanischen Wakhan-Zipfel (Großer und Kleiner Pamir, Wakhan-Tal) sowie (1972) im Darwaz auch ornithologische Beobachtungen gemacht und 145 Vögel (50 Arten) gesammelt

werden. Dies ergab den Nachweis von 82 Arten. Zusammen mit den von Nogge, s. o. Seite 254-269, aufgeführten Vögeln der Expedition von 1971 wurden 107 Arten (davon 7 nur im Darwaz) festgestellt, aber nur ein Teil von ihnen als Brutvögel dieser Hochländer. Es wurden bis auf den Durchzügler *Anthus hodgsoni* keine Arten gefunden, die dem russischen Pamir fehlen, wohl aber (unter Berücksichtigung der Expedition von 1971) einige Spezies, deren Brutvorkommen nicht bis in den afghanischen, d. h. westlichen Hindukusch reicht, und andere, die nach Westen bzw. Südwesten nur bis in die dem Wakhan-Zipfel benachbarten Gebiete verbreitet sind.

Zur Biologie des Turmfalken *(Falco tinnunculus)* in Nepal

Von

WALTHER und ULRIKE THIEDE, Kobe (Japan)

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Nach wie vor ist unser Wissen von der Biologie weitverbreiteter Arten Eurasiens aus der Kenntnis ihrer westpaläarktischen Populationen gewonnen und ermangelt der Bestätigung oder möglichen Korrigierung durch Beobachtungen an anderen Populationen. Vor allem fällt beim Lesen von Europäern geschriebener Artikel und Bücher über asiatische Vögel auf, daß die Verfasser bei der Behandlung ihnen bekannter „europäischer" Vögel höchstens die oberflächlichen Gemeinsamkeiten betonen und damit ein ideales und zugleich auch das Gewissen beruhigendes Motiv gefunden haben, sich nicht mit „altbekannten" Arten „herumschlagen" zu müssen.

Wir möchten daher unsere Beobachtungen vorlegen, die wir vom 20. 5. bis 12. 6. 1971 an einer Brut des Turmfalken im Kathmandu-Tal in Nepal gemacht haben. *Färbung und Zeichnung der Altvögel läßt sie uns zur Nominatrasse stellen.* Altvögel und die vier ausgeflogenen Jungen hatten sattgelbe Fänge. Flügelmaß eines am 5. 6. gefangenen Junges: 221 mm. Die Iris dieses Jungen war schwarz.

Der Turmfalke ist Brutvogel Nepals. Seine Siedlungsdichte ist jedoch extrem niedrig und die Anzahl gesicherter Brutnachweise äußerst gering. Für das Kathmandu-Tal ist unsere Brut u. W. der erste Nachweis: Proud (1949) hielt ihn im Tal lediglich für einen Wintergast; Diesselhorst (1968) berichtet nur über Sichtnachweise im März und April.

Daten unseres Kathmandu-Paares:

16. 5. 1971	Das ♂ ad. erstmals in schnellem Fluge in rund 200 m Entfernung vom Horst, tief zwischen Bäumen und Häusern hindurch.
20. 5. 1971	Entdeckung des Brutplatzes. Die Jungen werden vom ♀ in der Höhle gefüttert.
3. 6. 1971	Drei der vier Jungen fliegen aus.
5. 6. 1971	Das vierte Junge fliegt aus.
12. 6. 1971	Letzter Beobachtungstag: Die Jungen sind noch immer in unmittelbarer Horstnähe und fast ausschließlich in ihrer Brutschlucht.

Einen weiteren nepalesischen Brutnachweis verdanken wir Herrn Dr. H. Abe, Sapporo (mündl.): in einer Lößschlucht bei Pokhara Anfang Juni 1968.

Der Brutplatz

Wir wissen von den Turmfalken des Indischen Subkontinents (Rassen *tinnunculus, objurgatus,* evtl. auch *interstinctus*), daß sie Brutplätze in Höhlen und auf Simsen von Felsen und Wänden bevorzugen. Die wenigen aus Nepal bekanntgewordenen Brutnachweise beziehen sich alle auf Wandhöhlen- und Felsenbruten. Unser Kathmandu-Paar und das oben erwähnte Paar von Pokhara bewohnten eine Höhle in einer Löß-Schluchtwand. Unser Paar benutzte die zweitgrößte von 31 Höhlen; die Mehrzahl der anderen Höhlen war besetzt von brütenden Braunmainastaren *(Acridotheres fuscus).* Der Abstand zu den nächst benachbarten Braunmaina-Höhlen betrug nach den Seiten 40 und 130 cm und nach unten 110 cm.

Feindverhalten

Das ♂ verteidigte nur die direkte Horstumgebung und attackierte hier, falls es zufällig in der Höhlennähe verweilte, sogar die fütternden Maina-Nachbarn. Das ♀ griff direkt unterhalb der Höhle in 3 m Abstand grasende Ziegen vehement an, dabei ein scharfes *kik kek kek* rufend.

Außerhalb der engeren Nestumgebung wurden Großvögel angegriffen: von beiden Eltern zusammen unter erregten Rufen *Corvus splendens* und Uhus *(Bubo bubo).* Beim Angriff auf die Uhus riefen sie im Sturzflug abgehackt schreiend *ki ki ki ki ki, ... , ki ki ki.*

Stimme

Das indische Handbuch schreibt lakonisch: „In der Brutzeit zeigen die Paare Aufsehen erregende Flugspiele . . . begleitet von einem schrillen *ki-ki-ki* oder *ti--wee. . .* Andere Stimmen und Rufe sind aus Indien nicht beschrieben worden" (Ali & Ripley 1968). Wir beobachteten, daß das bekannte *„kikiki"* je nach Anlaß verschiedenartig vorgetragen wurde. Eindeutig überwog die warnende Funktion. Das ♀ empfing und flog dem Beute bringenden ♂ jedesmal mit lautem Girren entgegen, das wir als *„girr girr girr"* oder *„tirr tirr . . ."* notierten. Das ♂ rief bei der Beuteübergabe nicht immer. Seine Laute schienen uns nicht von denen des ♀ verschieden zu sein. Einmal hörten wir vom ♀, das etwas oberhalb des ♂ in der Wand saß, ein tremolierendes *„rüi, rüi, rüi . . .".*

Von den Jungen notierten wir am 2. 6. weiche Rufzeichen „giih giih giih" und „giib giib".

Fütterung und Arbeitsteilung der Geschlechter

Das ♂ flog während der letzten 14 Tage der Nestlingszeit fast immer einen Balkon in der dem Horst gegenüber liegenden Wand, selten einen

Baum dort an. Hier übergab es die Beute an das girrende Weibchen, das während der Abwesenheit des ♂ in den Wänden der Schlucht gesessen hatte. Das ♀ brachte die unzerteilte Beute, die es im Schnabel trug, in die Höhle. Vögel wurden von ihr vorher am Übergabeplatz gerupft.

Das ♀ jagte auch während der Nestlingszeit bis incl. 4. 6. nicht selbst! Leider machten wir am 5. und 6. 6., den ersten Tagen, nachdem alle vier Junge ausgeflogen waren, nur Stichproben und können daher nicht sagen, wann sich beim ♀ der Wechsel zum Mitjagen vollzog. Am 7. 6. jedenfalls sahen wir es erstmals um 8.17 h selbst Beute bringen. 10 Min. später übergab das ♂ erstmals direkt den Jungen Beute:

8. 27/28 h: „♂ bringt Spatzen, girrt, sitzt damit in der Wand. Wartet. Fliegt Balkon (und) gibt es einem Jungen".

War das ♀ in der Schlucht, brachte das ♂ auch weiterhin (bis zum letzten Tag beobachtet) die Beute dem ♀, das sie dann in der beschriebenen Weise behandelte und verteilte. Manchmal saß ein Junges daneben und riß dem ♀ die übergebene Beute sogleich aus dem Schnabel (11. 6., Dauerregen, 10.09 h einen Feldspatz, 10.27 h eine langschwänzige Eidechse).

Am Morgen unseres letzten Tages waren die Jungen offensichtlich satt, denn als um 9.43 h das ♂ einen Spatz bringt, ruft es von zwei verschiedenen Plätzen aus, ohne daß die Jungen Anstalten machen zu kommen. Das ♂ läßt daraufhin die Beute fallen und fliegt mit erregtem *kickickickick*-Rufen ab.

Während der wenigen Dauerbeobachtungen ,die wir machen konnten, brachte das ♂ in der Nestlingszeit im Schnitt zweimal stündlich Beute. Der geringste Abstand zwischen zwei erfolgreichen Jagden war 17 Min.

Beute und Beutefang

Die Spärlichkeit des Turmfalken-Vorkommens in Nepal veranlaßte Diesselhorst (1968) zu schreiben: „Die sehr geringe Dichte des Turmfalken könnte man mit dem fast allgemein spärlichen Vorkommen von Kleinsäugern (Mäusen) ursächlich in Zusammenhang bringen, doch fehlen darüber Untersuchungen."

Wir machten an unserem Paar die interessante Feststellung, daß es weitgehend auf den Fang von Kleinvögeln spezialisiert war. Von 30 bei der Direktbeobachtung bestimmten ganzen Beutestücken waren:

23 *Passer* sp., voll befiedert (7 artlich bestimmbar: *Passer montanus*)
3 *Acridotheres fuscus* juv.
4 Echsen.

Der Vogelanteil betrug bei der Direktbeobachtung 87 %. Aus aufgesammelten Gewöllen (2 Gewölle eines ad.; 3 der Jungen: 25 x 13 mm, 17 x 10 mm und 15 x 12 mm) sowie aus losem Fundmaterial unterhalb der Bruthöhle und auf dem Kröpfplatz bestimmte Herr Dr. J. Lepiksaar freundlicherweise folgende Tiere:

Gewölle: 3 x Haare, 4 x Federn, einmal unbestimmter Kleinvogel (2 Halswirbel, Vert. cervicalis), einmal *Rattus* sp. Rückenwirbel (Vertebra thoracalis), einmal Feldsperling, zwei Samenkörner. Loses Fundmaterial: Federn von *Passer montanus* (u. a. 15 rechte und 18 linke Armschwingen, 10 linke und 5 rechte Steuerfedern), *Columba* sp. (eine Steuerfeder schwärzlich mit taubenblaugrauem subapikalen und schwarzem apikalen Band), 3 schwärzliche noch nicht ausgewachsene Großfedern (m. E. zu *Acridotheres fuscus* juv. gehörend); 27 Knochenreste vom Feldsperling (u. a. 3 rechte Schulterblätter); 1 Brustwirbel von *Rattus* sp., 3 ungeschälte Weizenkörner.

Vorsichtige Berechnung ergibt die mögliche Zahl von 4 Säugern und 11 Vögeln. Auch hier überwiegen Vögel stark. (Die Knochen befinden sich in der osteolog. Sammlung des Naturhistorischen Museums in Göteborg).

Die Spatzen und Echsen jagte das ♂ außerhalb des Schlucht-Systems, die jungen Braunmainas hingegen in diesen Schluchten, d. h. in unmittelbarer Nestnähe, z. B.:

9. 6. 1971, 10.35 h ♂ schlägt einen juv. Mainastar, der im kurzen Gras bettelnd sitzt. Alle Mainastare mit Geschrei auf ihn stürzend. Fliegt mit Beute niedrig ab. Läßt juv. fallen als ich komme. Juv. lebt noch. Oberkopf blutig. Der Falke hatte das juv. mit den Fängen an den „Schultern" gepackt. — 10.45 h: Bei Nachschau ist das Junge tot.

2. 6. 1971, 9.02 h: (Falke entdeckt beim Rausfliegen aus der Schlucht, daß Mainastar 4 sein gestern von fremden Artgenossen getötetes juv. gefunden hat und versucht, es aufzuheben): „Da stößt der Falke runter, greift das tote Junge und trägt es in den Fängen zum Kröpfplatz. Zerreißt es. Hält es dabei mit einem Bein fest. Die Haubenstare zetern neben und über ihm".

Es ist bekannt, daß Turmfalken auch in unmittelbarer Horstumgebung jagen (z. B. Gebhardt in Bruns 1959).

Gersdorf (1971) beschreibt, daß der Turmfalke sehr oft den erbeuteten Vögeln den Kopf abriß. Wir fanden unter dem Kröpfplatz am 8. 6. einen kopflosen, gerupften Spatzenkörper.

Wir können der Deutung von Glutz & Baur (1971) nicht folgen, daß Vogeljagd durch „leichtere Möglichkeit in der Stadt" zustande kommt. Wir halten vielmehr in allen Fällen in Stadt und Land, in denen Vögel auffallend hohe Beuteanteile repräsentieren, Mangel- und Notsituationen für die wahrscheinlichere Erklärung. Auch daß

„Jungfalken mitunter ausschließlich mit Kleinvögeln gefüttert werden" (Glutz), erklärt sich am zwanglosesten so. Die von Glutz z. B. zitierte Arbeit von Petersen (1956) bezieht sich auf die Turmfalken der Großstadt Kopenhagen, und auch Mulsows (1968) summarische Feststellung, „die Fütterung der Jungvögel erfolgt mit jungen Sperlingen statt mit Mäusen" stammt von den ca. 20 Brutpaaren im Stadtgebiet von Hamburg. Beides sind in ihrer Art extrem einseitige Biotope. Oder nehmen wir den hohen Anteil an Vögeln in der Sommernahrung in Nordirland; die Verf. schreiben ausdrücklich, daß dort „a number of the smaller mammal species commonly taken in Great Britain are absent" (Fairly & McLean 1965). Sehr schön und u. E. recht eindeutig demonstrieren Cavés Untersuchungen im Polder Oostelijk Flevoland den Notfaktor bei der Umstellung auf Vogelnahrung: Während in den Feldmaus-Normaljahren 1960/61 und 1963/64 der Anteil von *Microtus arvalis* 49 % und der der Vögel 38 % betrug (578 Kleinsäuger, 361 Vögel), rutschte er im Feldmaus-Katastrophenjahr 1962 auf 4 % herunter, und der Vogelanteil stieg auf über 94 % (19 Kleinsäuger, 316 Vögel)!

Das Indische Handbuch (Ali & Ripley 1968) gibt für den Turmfalken im indischen Subkontinent als Beute an: Vorwiegend Insekten, Frösche, Echsen und Kleinnager. Vögel sind selten und nur in Einzelstücken nachgewiesen worden (*Hirundo rupestris, Scotocera inquieta, Perdicula erythrorhyncha* und Lerche).

Unsere Beobachtungen legen es daher nahe anzunehmen, daß

1. die äußerst geringe Siedlungsdichte des Turmfalken in Nepal mit dem Mangel an Kleinsäugern zusammenhängen könnte;
2. unser Paar aus diesem bekannten Mangel an Kleinsäugern in Nepal sich auf Vögel spezialisierte.
3. Nach den direkten Beobachtungen von Gersdorf 1971 und Werner 1961 ist ferner nicht anzunehmen, daß es Turmfalken auf dem Lande schwer fällt, auf Vogeljagd zu wechseln, falls es erforderlich wird.

Schrifttum

Ali, S., & S. D. Ripley (1968): Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 1 — Bombay (Oxford Univ.). Turmfalke: p. 365—369.

Bates, R., & E. Lowther (1952): Breeding birds of Kashmir. — London (Oxford Univ., Indian Branch). Turmfalke: p. 260—261.

Bruns, H. (1959): Vom biologischen Gegengewicht bei Übervermehrungen der verwilderten Haustauben in den Städten. — Orn. Mitt. 11, p. 109—110.

Cavé, A. J. (1968): The breeding of the kestrel in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. — Netherl. J. Zool. 18, p. 313—407.

Diesselhorst, G. (1968): Beiträge zur Ökologie der Vögel Zentral- und Ost-Nepals. — Khumbu Himal 2, p. 112, 135—136.

Fairley, J. S., & A. McLean (1965): Notes on the summer food of the Kestrel in northern Ireland. — Brit. Birds 58, p. 145—148.

Gersdorf, E. (1971): Einige Beobachtungen über die Vogeljagd von Turmfalken *(Falco tinnunculus)*. — Vogelk. Ber. Niedersachs. 3, p. 71—74.

Glutz v. Blotzheim, U., K. Bauer & E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4, p. 711—742.

Mulsow, R. (1968): Untersuchungen zur Siedlungsdichte der Hamburger Vogelwelt. — Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg NF 12, p. 123—188. Turmfalke: p. 169—171.

Piechocki, R. (1959): Der Turmfalke. — Wittenberg-Lutherstadt (Ziemsen). 72 pp. 2. Aufl.

Proud, D. (1949): Some notes on the birds of the Nepal valley. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 48, p. 717.

Werner, J. (1961): Turmfalke schlägt Kleinvögel. — Vogelwelt 82, p. 186.

Herrn Prof. Dr. Hellmich, München, möchten wir für die Möglichkeit, im „Thyssenhaus“ in Kathmandu zu wohnen, unseren Dank sagen.

Anschrift der Verfasser: Dr. W. und Dr. U. Thiede, D 2 Hamburg 61, Holunderweg 21.

Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien,
Vorstand: Prof. Dr. W. Kühnelt, und aus der Vogelwarte
Neusiedl, Burgenland, Österreich

Zur Verbreitung der Formen von *Panurus biarmicus* in der Westpaläarktis

Von GERHARD SPITZER, Wien

Herrn Dir. Dr. H. Kumerloeve zu seinem 70. Geburtstag gewidmet

Im Verlauf von Untersuchungen über jahreszyklische Phänomene bei der Bartmeise (Spitzer 1972) stellten sich auch Fragen über Differenzierungen und unterschiedliche Anpassungen der Art. Dank dem Entgegenkommen unten genannter Kollegen und Institutionen standen mit 91 Bälge adulter Bartmeisen aus folgenden Gebieten zur Verfügung (in Klammer die Anzahl der Bälge aus der Brutzeit):

1	England (Sussex, Norfolk)	9♂	5♀	(4♂	2♀)
2	Spanien (Sevilla)	1♂		(1♂	)
3	Camargue	7♂	10♀	(1♂	1♀)
4	Venetien	4♂	1♀	(1♂	1♀)
5	Griechenland (Saloniki)		1♀	(	1♀)
6	Amik-Gölü (Antakya)	2♂	2♀	(2♂	2♀)
7	Neusiedler See .	3♂	7♀	(1♂	)
8	Kisbalaton	2♂	2♀		
9	Siebenbürgen ..	3♂	2♀		
10	Dobrudscha	6♂			
11	Südwest-Anatolien (Elmali)	2♂		(2♂	)
12	Aserbeidschan ..	2♂	1♀	(2♂	1♀)
13	Astrachan	3♂	1♀	(3♂	1♀)
14	Taschkent	2♂	1♀		
15	Perowsk		1♀		
16	Merw	1♂	1♀		
17	Aschabad	1♂		(1♂	)
18	Naryn	1♂	1♀		
19	Issyk-kul	4♂	1♀	(2♂	)
20	Lob-noor		1♀		

Für die Überlassung von Balgmaterial oder für briefliche Aufkünfte danke ich den Herren Prof. J. Dorst (Mus. Nat. d'Hist. natur., Paris), Dr. G. Diesselhorst (Zool. Staatssammlung, München), J. D. MacDonald (Brit. Mus., London), Prof. Dr. G. Niethammer und Dr. H. E. Wolters (Mus. A. Koenig, Bonn), Dr. J. Steinbacher (Senckenberg-Museum, Frankfurt), Dr. H. Schifter (Naturhist. Mus., Wien) und Dr. L. Hoffmann (Station Tour du Valat). Frau Dr. van den Elzen, Wien, stellte mir Maße und Mageninhaltsangaben von Bartmeisen der Camargue sowie ihre Beobachtungen zur Verfügung. Weiter zog ich Ergebnisse eigener Untersuchungen an Bartmeisen vom Neusiedler See und aus Istrien für die Studie heran. Der Druck der Farbtafel wurde vom Verband der wissenschaftlichen Gesellschaften Österreichs subventioniert.

Beschreibung und Verbreitung der Formen

Hartert (1910) anerkennt ebenso wie Niethammer (1937) und Vaurie (1954, 1959) nur eine dunkle Form *biarmicus*, die die Küstengebiete Süd- und Westeuropas besiedelt, und eine hellere Form *russicus*, die von Südosteuropa an ostwärts bis in die Mandschurei vorkommt. Sarudny und Bilkewitsch (1916) und Keve (1943) unterscheiden der Helligkeit nach wie Brehm (1831) zwischen der dunklen Nominatform und den hellen östlichen

Tieren noch eine (C. L. Brehm) bis zwei (Keve) Übergangsformen. Das mir vorliegende Material westpaläarktischer Bartmeisen läßt einwandfrei drei gute Formen unterscheiden. Die Stellung der mandschurischen Bartmeisen, über die Vaurie (1959) schreibt: „Specimens from the Far East are slightly darker than specimens from Turkestan but identical with specimens from southern Russia", muß, da mir leider kein Material vorliegt, ungeklärt bleiben.

Panurus biarmicus biarmicus Linné, 1758

Verbreitung: In isolierten Populationen am Amik-Gölü, in Griechenland, Venetien, Süditalien, Sizilien, in der Camargue, an der spanischen Ostküste und am Guadalquivir, ehemals in Südostengland (Norfolk und Sussex), Holland und Jütland (?).

Diagnose: ♂: Der Rücken ist stumpf tief rötlich; die Seiten sind stark weinrötlich gedeckt; die mittleren Schwanzfedern sind dunkel zimtbraun; die basale Hälfte der äußersten Schwanzfeder ist schwarz, die distale Hälfte mehr oder weniger schwärzlich verwaschen weiß (Abb. 1 e, f). Das Kopfgefieder ist dunkel bläulich-grau, in manchen Fällen ist gegen den Bartstreifen eine leichte Aufhellung zu erkennen (Abb. 3 c).

♀: Der Rücken ist stumpf graubraun bis rötlichbraun; die Seiten sind mehr oder weniger rötlich behaucht. Das Färbungsmuster der äußersten Schwanzfedern entspricht dem bei ♂ (Abb. 1 e, f). Die Rückenfedern sind in der basalen Hälfte der ganzen Breite nach schwarz pigmentiert. Unterschiede in der Ausdehnung des schwarzen Anteils in den Rückenfedern und dem Vorhandensein oder Fehlen von Überaugenstreifen bei ♀ lassen zwei ansonst wenig gegeneinander differenzierte Unterformen, eine ostmediterrane und eine westmediterrane, erkennen, deren feinsystematischer Unterscheidung eine quarternäre Benennung wohl am ehesten gerecht wird:

Panurus biarmicus biarmicus kosswigi Kumerloeve, 1958

Verbreitung: Amik-Gölü, Griechenland.

Flügellänge (Fl.): Amik-Gölü: 2 ♂ 62,5 und 64,0 mm, 2 ♀ 60,5 und 61,0 mm; Saloniki: 1 ♀ 57,5 mm

♀ zeigen im Rückengefieder nur den Federtyp f (Abb. 2), das schwarze Feld ist also nicht gegen die Spitze keilförmig vorgezogen, weshalb der Rücken ungefleckt erscheint. Schwärzliche Überaugenstreifen fehlen ebenfalls. Der Flügellänge nach ist kosswigi in beiden Geschlechtern vielleicht größer als die westmediterranen Vertreter.

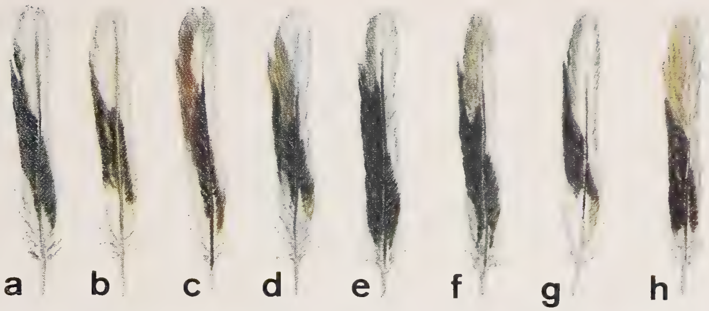


Abb. 1: Äußerste Schwanzfedern von Bartmeisen: a, b) *Panurus biarmicus turcestanicus*, c, d) *Panurus biarmicus russicus*, e, f) *Panurus biarmicus biarmicus*, g, h) Zeichnungen, wie sie bei englischen Bartmeisen nach 1875 auftreten; g) (♂ von 1916) erinnert an *turcestanicus*, h) (♀ von 1903) zeigt Merkmale von *biarmicus* (schwarzer Basalteil) und *russicus* (distaler Teil der Innenfahne braun)

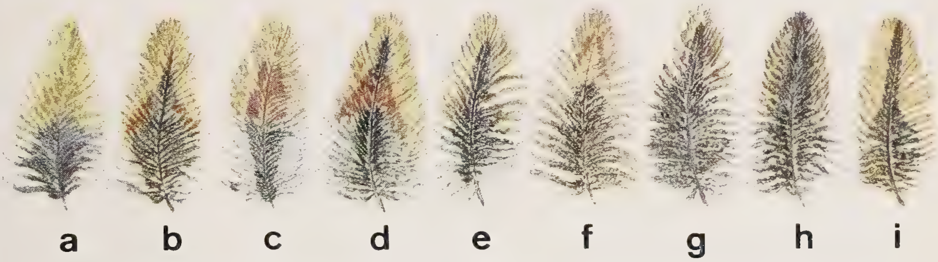


Abb. 2. Dunkelste Federn aus dem kaudalen Bereich der Rückenflur bei ♀: a) *Panurus biarmicus turcestanicus*, b, c) *P. b. russicus* ♀ mit ungeflecktem Rücken, d, e) *P. b. russicus* ♀ mit geflecktem Rücken, *f) P. b. biarmicus kosswigi*, g, h) *P. b. biarmicus biarmicus*, i) *russicus*-artige Rückenfeder eines englischen ♀

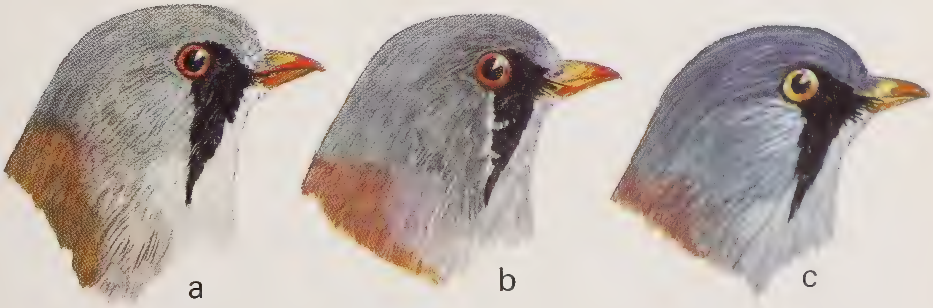


Abb. 3. Köpfe von Bartmeisen-♂: a) *Panurus biarmicus turcestanicus*, b) *P. b. russicus*, c) *P. b. biarmicus*

Panurus biarmicus biarmicus biarmicus Linné, 1758

Syn. *Panurus biarmicus occidentalis* Tschusi, 1904

Verbreitung: Venetien (heute?), Süditalien, Sizilien, Camargue, spanische Ostküste, Guadalquivir-Niederung, früher England, Holland und Jütland (?).

Fl.: Camargue: 123 ♂ (lebend gemessen) 57,0—62,0 mm, i. D. 59,8 mm, s = 1,2 mm, 89 ♀ (lebend gemessen) 56,0—63,0 mm, i. D. 58,6 mm, s = 1,8 mm; Sevilla: 1 ♂ 57,3 mm

Im Rückengefieder der ♀ finden sich neben Federn vom Typ f (Abb. 2) auch solche, bei denen das schwarze Feld in breitem Keil bis zur Spitze vorgezogen sein kann (Abb. 2 g, h), wodurch der Rücken mehr oder weniger stark gefleckt erscheint. Am Kopf sind immer wenigstens andeutungsweise Überaugenstreifen vorhanden, die bei manchen Tieren so breit sind, daß der Eindruck einer schwarzen Kopfplatte entsteht (Abb. 4 c-g).

Panurus biarmicus russicus C. L. Brehm, 1831

Syn. *Panurus biarmicus raddei* Pražák; *P. b. alexandrovi* Sarudny & Bilkewitsch, 1916.

Verbreitung: Aserbeidschan, unteres Wolgagebiet, Dobrudscha, Anatolien (Elmali), Pannonikum, Istrien.

Fl.: Pannonikum: 36 ♂ (lebend gemessen) 57,2—63,8 mm, i. D. 60,6 mm, s = 1,8 mm, 29 ♀ (lebend gemessen) 57,0—61,7 mm, i. D. 58,9 mm, s = 1,2 mm; Dobrudscha: 6 ♂ 58,2—64,4 mm, i. D. 61,6 mm, s = 2,3 mm; Astrachan und Aserbeidschan: 5 ♂ 59,8—63,0 mm, i. D. 61,2 mm, s = 1,3 mm, 2 ♀ 59,8 und 61,3 mm

Diagnose: ♂: Der Rücken ist gelblich braun, die Seiten sind stark weinrötlich gedeckt. Gegenüber *biarmicus*-Tieren ist das Grau des Kopfes heller und weniger bläulich und außerdem gegen den Bartstreif durch einen weißen Streif abgesetzt, der durch einen weißen Abschnitt zwischen schwarzem Basis- und grauem Endabschnitt bei den hinteren Bartfedern bedingt ist (Abb. 3 b). Die Grundfärbung der äußersten Schwanzfeder ist weiß; von knapp unterhalb der Spitze zieht von der Innenfahne ein dunkles Band schräg zum distalen Abschnitt der Innenfahne, das in der Mitte schwarz, gegen die Ränder aber deutlich braun ist (Abb. 1 c, d). Die Oberschwanzdecken pannonischer Tiere zeigen einen deutlichen rosigen Schimmer, der bei den vielleicht etwas helleren Vögeln aus Astrachan und Aserbeidschan weniger ausgeprägt ist.

♀: Das Rückengefieder ist gegenüber *biarmicus*-♀ heller und eher okkerfarben. Manche Exemplare zeigen an Oberschwanzdecken und Flanken einen leichten rosigen Schimmer. An den Rückenfedern sind im basalen

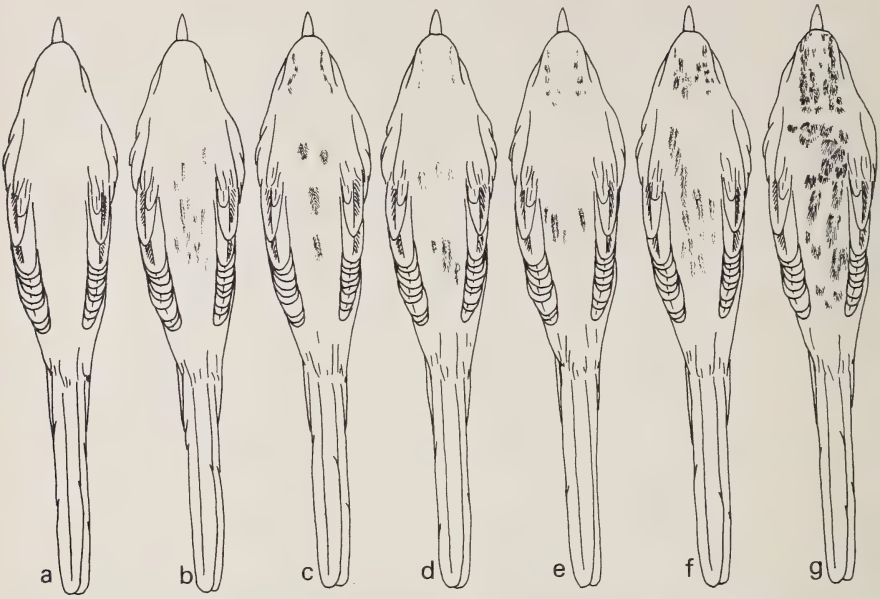


Abb. 4. Rücken- und Augenbrauenzeichnung von Bartmeisen-♀: a) ungezeichnet (*turcestanicus, b. kosswigi,* ein Teil der ♀ bei *russicus),* b) stark gezeichnetes *russicus*-♀, c—g) unterschiedlich stark ausgeprägte Zeichnungen bei *b. biarmicus*-♀

Abschnitt die Rami zum Kiel hin schwärzlich, gegen den Fahnenrand aber deutlich weniger pigmentiert. Bei manchen Tieren ist im Rückengefieder an einzelnen Federn das schwarze Feld entlang des Kieles in schmalem Keil in den distalen Federabschnitt vorgezogen, oder es findet sich dort ein isoliertes schwärzliches, schmales Feld (Abb. 2 b-e). Die Zahl solcher dunkler Rückenfedern ist selbst im Extremfall gering (Abb. 4 b).

Panurus biarmicus turcestanicus Sarudny und Bilkewitsch, 1916

Verbreitung: Östlich des Kaspi von Merw und Aschabad ostwärts bis Naryn, zum Issyk-kul und zum Lob-noor und bis nach Tibet (?), in Westsibirien nordwärts bis etwa 54° 30′ n. Br. (Johansen 1944).

Fl.: 9 ♂ 60,7—67,4 mm, i. D. 63,1 mm, s=2,1 mm, 7 ♀ 60,3—63,2 mm, i. D. 61,8 mm, s=1,0 mm

Diagnose: In beiden Geschlechtern sind die Flügel signifikant länger als bei *russicus.*

♂: Das Rückengefieder ist hell sandgelb, die Flanken sind leicht rosig, den Oberschwanzdecken fehlt ein rötlicher Ton. Die äußersten Schwanzfedern sind weiß, von der Außenfahne zieht schräg basalwärts auf die Innenfahne ein schwarzer Streifen, der aber bis auf einige dunkle Wolken fehlen kann (Abb. 1 a, b). In keinem Fall wird dieser Streifen aber wie bei *russicus* gegen die Federränder hin deutlich braun. Der Kopf ist hellgrau, ein weißer Mittelabschnitt bei den hinteren Bartfedern wie bei *russicus* fehlt (Abb. 3 a).

♀: Das Rückengefieder ist hell ocker, Oberschwanzdecken und Seiten zeigen keine rötliche Tönung. Bei allen Rückenfedern ist nur der proximale Abschnitt schwärzlich pigmentiert und nie wie bei *biarmicus* und *russicus* keilförmig ausgezogen (Abb. 2 a), so daß der Rücken immer ungefleckt erscheint. Die äußersten Schwanzfedern zeigen wie bei ♂ ein schwarzes Schrägband, das aber bei manchen Tieren fehlt.

Die englisch-holländischen Bartmeisen

Von den mir vorliegenden englischen Bartmeisen-♂ entspricht nur 1 Exemplar von 1856 in allen Merkmalen der von Linné 1758, Naumann 1824 und C. L. Brehm 1831 offensichtlich nach jütländischen Stücken beschriebenen Nominatform. Die übrigen vorliegenden ♂ (bis 1916) zeigen mehr oder weniger deutlich Übergänge zu *russicus* (Abb. 1 g, h). Bei den ♀ zeigt erst 1 Ex. von 1903 in den äußersten Schwanzfedern *russicus*-Einfluß.

Tab. 1. Englische Bartmeisen-♂:

Datum	äußerste Schwanzfeder		Oberschwanzdecken		Rücken	Kopf	Bart mit weißem Hinterrand
	Typ ef	Mischtyp gh	rosa	braun			
	vgl. Abb. 1						
8. 4. 1856	+		+		dkl.	dkl.	
21. 3. 1875		+	+		gelbl.	dkl.	
8. 1879	+			+	gelbl.	hell	
11. 1884		+		+	gelbl.	hell	
11. 1. 1886	+		+		gelbl.	dkl.	+
23. 11. 1912	+		+		gelbl.	dkl.	
20. 9. 1916		+		+	gelbl.	dkl.	+
12. 9. 1915	+			+	gelbl.	dkl.	+
20. 11. 1915		+	+		hell	hell	+

Diskussion

Den westpaläarktischen Raum besiedeln heute drei deutlich voneinander differenzierte Bartmeisenformen, von denen mindestens *biarmicus* und *rus-*

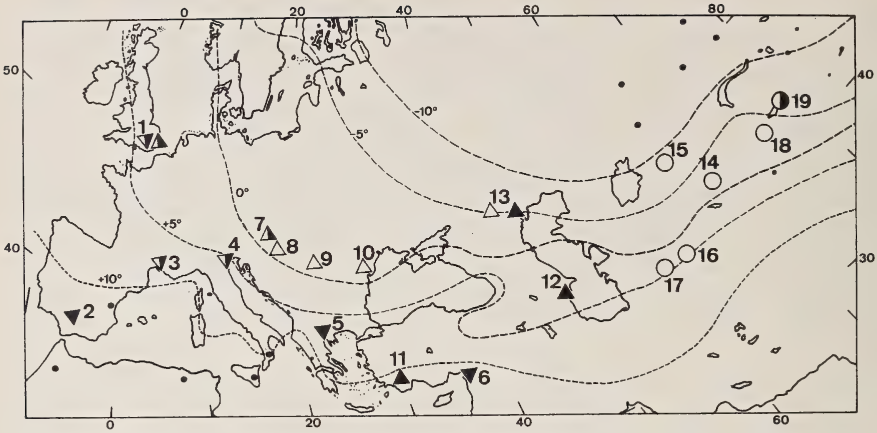


Abb. 5. Verbreitung von *Panurus biarmicus:* ▼ *biarmicus,* △ *russicus,* ○ *turcestanicus.* Weiße Zeichen: Bälge von außerhalb der Brutperiode, schwarze Zeichen: Bälge aus der Brutzeit, kleine schwarze Kreise: extreme Vorkommen von *P. b. biarmicus* (Mediterrangebiet) und *turcestanicus* (Sibirien) (nach Literaturangaben). Die Zahlen entsprechen der Liste im Text. Die rezenten Ausbreitungsvorkommen von *russicus* bzw. der englisch-holländischen Population und der Lob-noor sind nicht eingezeichnet. Strichliert: Jänner-Isothermen.

sicus sekundär in jüngster Zeit wieder miteinander in Kontakt getreten sind. Die meiner Meinung nach ursprünglichere Form *Panurus biarmicus biarmicus* ist heute auf die europäische Mittelmeerküste und auf die NE-Ecke des Mittelmeeres beschränkt. Zwei ältere Beobachtungen aus Algerien und Tunesien betreffen wahrscheinlich diese Form (Etchécopar 1964), die früher in England, Holland und Jütland vorkam. *P. b. biarmicus* ging also nur in Venetien und in England und Holland knapp über die 5° C-Jänner-Isotherme hinaus. *P. b. russicus* ist vom Westufer des Kaspi über die Schwarzmeergebiete bis in den pannonischen Raum verbreitet. Die Verbreitungsschwerpunkte dieser Form liegen um die 0° C-Jänner-Isotherme im durchaus ozeanisch gemäßigten Bereich, während *turcestanicus* in Westsibirien und Turkestan als Brutvogel ein Gebiet von der 0° C-Jänner-Isotherme bis weit über die −10° C-Jänner-Isotherme besiedelt (Abb. 5). Es erhebt sich die Frage nach den Differenzierungszentren und den speziellen ökologischen Adaptationen der drei Formen.

Die Form *russicus* stellt sich bei gleichzeitiger Umstrukturierung des Muskelmagens im Herbst von Insekten- auf Schilfsamenkost um, wobei neben endogenen Faktoren offensichtlich die abnehmende Tageslänge als Zeitgeber wirksam wird. Bei der Umstellung auf Insektenkost im Frühjahr sind dann neben zunehmender Tageslänge offensichtlich auch Witterungs- und Ernährungsfaktoren als Zeitgeber wirksam (Spitzer 1972); *russicus* zeigt darin eine ganz spezielle Anpassung, die ein Überwintern im Frostgebiet bei mangelndem Insektenangebot ermöglicht. Für *turcestanicus* muß eine solche Anpassung ebenfalls angenommen werden, nur dürften im rein kontinentalen Klima die Zeitgeber in anderen Größen wirksam sein, da dieser Form an manchen Plätzen mit nur etwa 150 frostfreien Tagen etwas mehr als die Hälfte der Zeit wie für *russicus* zu Fortpflanzung und Mauser verfügbar ist. *P. b. biarmicus* besiedelt ständig frostfreies Gebiet und wäre daher nicht zu einer obligatorischen Umstellung auf Samenkost im Winter gezwungen. Tatsächlich enthielten Mägen von 1 ♀ vom 15. 11. und 1 ♂, 1 ♀ vom 11. 1. aus der Camargue zahlreiche Insektenreste und nur einen geringen Anteil von Schilfsamen, zu einer Zeit, in der *russicus* auf praktisch dem gleichen Breitengrad (Mirna-Mündung, Istrien; eigene Beobachtungen) noch lange rein granivor ist. Die Mägen der drei Camargue-Vögel entsprachen im Aussehen etwa einem Übergangsmagen bei *russicus*, die in den Mägen enthaltenen Steinchen lagen mir leider nicht zur Untersuchung vor. Die Form *biarmicus* zeigt offenbar noch fakultative Granivorie, von der aus den beiden anderen Formen unter dem Zwang der Eiszeiten der Schritt zur obligatorischen Granivorie im Winter gelang.

Das Verbreitungsbild von *turcestanicus* entspricht ganz dem solcher turkestanischer Formen, deren Refugialzentrum in den heute zwar stark ausgetrockneten Bergrandlagen südlich der Tien-schan-Ketten lag (De Lattin 1967). Die Form *russicus* muß sich unter weniger extremen Bedingungen in räumlicher Isolation von *turcestanicus* im kaspischen Zentrum differenziert haben, von wo sie im Postglazial ins Pannonikum und nordwärts zeitweise bis in die norddeutsche Tiefebene vordrang. Die nach meiner Auffassung ursprünglich gebliebene Form *biarmicus* dürfte die maximalen Vereisungen im Pleistozän in den damals günstigen Gebieten Nordafrikas (vgl. Moreau 1966) überlebt und dann mit den wieder nordwärts rückenden Isothermen einerseits über Gibraltar und Sizilien und andererseits über die Ostküste des Mittelmeeres Europa erreicht haben. Für diese Weise der Besiedlung der europäischen Mittelmeerküste von zwei Flanken her sprechen die beiden differenzierten Formen *biarmicus* im Westen und *kosswigi* im Osten. In der postglazialen Wärmezeit konnte dann die Westform mindestens bis ins heutige Südostengland und nach Holland, vielleicht sogar noch etwas nördlicher vordringen. Mit den folgenden Klimaverschlechterungen kam dann diese exponierte Population ebenso wie die venetische unter für die Form ungünstige klimatische Verhältnisse mit möglichen Frostperioden.

Die Form *russicus* besiedelte sicher schon in der postglazialen Wärmeperiode von der unteren Donau aus das Pannonikum, wo sie aber erst im Verlauf der letzten hundert Jahre durch die starke Schilfentwicklung am Neusiedler-See (Weisser 1970) (wieder?) ein sekundäres Vermehrungszentrum fand, von dem aus durch Populationsdruck bedingte ungerichtete Vorstöße erfolgen (Spitzer, im Druck). Vom Pannonikum oder von der

Dobrudscha aus, wo die Bedingungen durch starke Verschilfung rezent ebenfalls immer günstiger wurden (Rudescu et al. 1965), muß *russicus* im 19. Jh. und zu Beginn des 20. Jh. mehrmals Polen und Norddeutschland und sogar England erreicht haben (Zusammenstellung deutscher Funde aus dieser Periode, offensichtlich *russicus* betreffend, bei Niethammer 1937, p. 245-246). Christoleit (1922, 1924, 1925) beschreibt für Ostpreußen eindeutig *russicus.* Bei den englischen Bartmeisen finden sich in dem mir vorliegenden Material von 1875 an immer stärker hervortretende *russicus*-Merkmale (s. Tab.). Die Bartmeisen der Zuidersee haben um 1920 im Habitus weitgehend *russicus* entsprochen (vgl. Abb. in Heinroth 1931). Die heutige englisch-holländische Bartmeisenpopulation, die bis Norddeutschland, bis Schweden, zum Bodensee und in die Bretagne ausstrahlt (Axell 1966, Feindt und Jung 1968, Bengtson 1965, 1967, Blum 1968, Bock 1966, Brinkmann 1962, Erard 1966, Hammerschmidt 1966, 1967, Harms 1968, ten Kate 1950, König 1962, Möbius 1966, Ludwig u. Linde, 1969, Nehlsen und Stein 1967, Roveck 1965, Temme 1966 a, b, Wüst 1960), ist, soweit in den Berichten Beschreibungen und Abbildungen vorliegen, eine Hybridpopulation, in der neben Tieren mit praktisch reinen *russicus*-Merkmalen die verschiedensten Übergänge zu solchen mit *biarmicus*-Merkmalen anzutreffen sind (♀ mit breiten *biarmicus*-artigen Rückenflecken und Überaugenstreifen bis zu ♀ mit ungezeichneten oder schmal gestreiften Rücken). Eindeutige *biarmicus*-Phänotypen dürften heute nicht mehr auftreten, was für eine Selektion in Richtung auf Begünstigung der Träger von *russicus*-Merkmalen in kritischen Frostperioden spricht. Nachdem im vorigen Jahrhundert und zuletzt noch 1947 die gesamte englische Population in Frostperioden mehrmals bis auf wenige Exemplare zusammengebrochen war (Axell 1966), müssen die für Frostperioden adaptierten Träger von *russicus*-Merkmalen sehr rasch die nichtadaptierten *biarmicus*-Vögel verdrängt haben. Für das Überwiegen bzw. bereits alleinige Vorkommen von Tieren, die zu Nahrungs- und Magenumstellung befähigt sind, in der englischen Population spricht auch die relativ geringe Verlustrate (ca. 50 %) im Kältewinter 1962/63 (Axell 1966). Als typisches *russicus*-Merkmal möchte ich auch die auffallende Expansionsfähigkeit werten, die *biarmicus* offensichtlich selbst in klimatisch für diese Form günstigeren Gebieten nicht zeigt (bisher keine Fernfunde in der Camargue beringter Bartmeisen; v. d. Elzen mdl.)

Auch südwärts ist *russicus* in *biarmicus*-Gebiete eingedrungen. Der südlichste bekannte (ständige?) Brutplatz von *russicus* liegt bei Elmali (Südwestanatolien). Interesse dürften die Verhältnisse in Venetien verdienen, das bis nach 1900 sicher von *biarmicus* besiedelt war (Tschusi 1904). Nun konnte ich 1972/73 bei mehreren Exkursionen einen sicheren ständig besetzten Brutplatz von reinen *russicus*-Tieren an der istrischen Westküste im Unterlauf der Mirna entdecken, was ein Verschwinden der *biarmicus*-Population aus Venetien und eine nachfolgende Neubesiedlung durch *russicus* vermuten läßt.

Zusammenfassung

1. *Panurus biarmicus* besiedelt die Westpaläarktis in drei Formen, *biarmicus, russicus* und *turcestanicus*, wobei *biarmicus* zwei Unterformen entwickelt hat.
2. Die Form *biarmicus* lebt heute in ständig frostfreiem Gebiet bis knapp über die 5°C-Jänner-Isotherme und ist auf die nördliche Mittelmeerküste beschränkt.
3. *russicus*, eine osteuropäische Form, stellt sich im Winter obligatorisch auf granivore Ernährung um und kann so Gebiete mit winterlichen Frostperioden besiedeln. Sie hat in Zusammenhang mit rezenten Expansionsvorgängen *biarmicus* in Venetien offensichtlich verdrängt und mit dieser Form in England und Holland eine Hybridpopulation gebildet, in der aber *russicus*-Merkmalträger gegenüber *biarmicus*-Merkmalträgern immer stärker überwiegen.
4. Die Form *turcestanicus* lebt unter extrem kontinentalen Klimaverhältnissen in Turkestan und Westsibirien.

Summary

On the distribution of *Panurus biarmicus* in the western Palearctic Region

1. *Panurus biarmicus* occurs in the western Palearctic in three different forms, viz. *biarmicus, russicus,* and *turcestanicus; P. b. biarmicus* has evolved two subforms.
2. The form (subspecies) *P. b. biarmicus* lives today in permanently frostfree regions, hardly crossing the 5°C-January-isotherm. It is confined to the northern coast of the Mediterranean.
3. *P. b. russicus,* an Eastern European form, changes from an insect diet in the summer to an obligatory granivore one in the winter and so it is able to live in areas with prolonged frost periods during winter. By recent expansion processes it has displaced *biarmicus* in Venetia and has formed a hybrid population with this subspecies in Holland and England. In these hybrid populations characters of *russicus* outweigh those of *biarmicus.*
4. *P. b. turcestanicus* lives under extremely continental climatic conditions in Turkestan and western Siberia.

Literatur

Axell, H.-E. (1966): Eruptions of Bearded Tits during 1959—65. Brit. Birds 59: 513—543

Bengtson, S. A. (1965): Skäggmesen för första gången anträffad i Sverige — Medd. SkOF Årg. 4: 65—66

— (1967): Skäggmesen *(Panurus biarmicus)* i Skåne 1965—66, en för landet ny fågelart. Var Fågelvärld 26: 244—248

Bock, A. (1966): Zum Vorkommen von Bartmeisen im Frühjahr 1966 in Westfalen. Anthus 3: 44—45

Blum, V., und U. v. Wicht (1972): Zum Auftreten der Bartmeise im Winter 1971/72 am Bodensee. Orn. Beob. 68: 223—224

Brehm, C. L. (1831): Handbuch der Naturgeschichte aller Vögel Deutschlands. Ilmenau.

Brinkmann, W. (1962): Vom Zug der Bartmeise. Beitr. Naturk. Niedersachs. 15: 9

Christoleit, E. (1922): Bartmeisen in Ostpreußen. Orn. Mber. 30/2

— (1924): Von der Bartmeise in Ostpreußen. J. Orn. 72: 10—16

— (1925): Weiteres von der Bartmeise in Ostpreußen. J. Orn. 73: 417—439

De Lattin, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. Jena.

Erard, C. (1966): Invasion de Mésanges à moustaches *Panurus biarmicus* (L.). Alauda 34: 240—242

Feindt, P., und K. Jung (1968): Bartmeisen *(Panurus biarmicus)* — Einblick in ihr verborgenes Leben. Z. Mus. Hildesheim 20

Hammerschmidt, R. (1966): Bartmeisen in Tunxdorf. Orn. Mitt. 18: 125

Harms, W. (1968): Holländische Bartmeisen *(Panurus biarmicus)* in Hamburg. Orn. Mitt. 20: 25—26

Kate, C. G. B. ten (1950): On the probable Dutch origin of the Bearded Tits seen in Norfolk and Sussex. Brit. Birds 43: 200

König, H. (1962): Bartmeisen im nördlichen Harzvorland. Beitr. Vogelk. 8: 206—207

Kumerloeve, H. (1958): Eine neue Bartmeisenform vom Amik Gölü (See von Antiochia). Bonn. zool. Beitr. 9: 194—199

Ludwig, B., und G. Linde (1969): Bartmeisen südlich von Berlin. Beitr. Vogelkde. 8: 206—207

Möbius, G. (1966): Bartmeisen *(Panurus biarmicus)* an den Rietberger Fischteichen. Natur und Heimat 26: 124

Moreau, R. E. (1955): The Bird Geography of Europe in the last Glaciation. Acta 11. Congr. Int. Orn.: 401—405

Naumann, J. A. (1824): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. Bd. 4. Leipzig.

Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1. Leipzig.

Nehlsen, H., und K. Stein (1967): Die Bartmeisen, ein neuer Brutvogel für Hamburg? Vogel und Heimat 16: 117—118

Pražák, J. P. (1893): Ornithologische Beobachtungen aus Nordost-Böhmen. Ornith. Jb. IV

Roweck, H. (1965): Bartmeise *(Panurus biarmicus)* am Dümmer. Orn. Mitt. 17: 10

Rudescu, L., C. Niculescus und I. P. Chivu (1965): Monografia stufului din delta Dunării. Bukarest.

Spitzer, G. (1972): Jahreszeitliche Aspekte der Biologie der Bartmeise *(Panurus biarmicus)* J. Orn. 113: 241—275

— (im Druck): Zum Dispersionsverhalten der osteuropäischen Bartmeise, *Panurus biarmicus russicus*. — Eine Diskussion der Fernfunde Neusiedler Bartmeisen. Vogelwarte 27.

Temme, M. (1966): Das Naturschutzgebiet „Südstrandpolder" auf Norderney — neuer Brutplatz der Bartmeise. Orn. Mitt. 18: 3—8

Vaurie, Ch. (1954): Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 6: *Timeliinae* and *Paradoxornithinae*. Amer. Mus. Novit. 1669

— (1959): The birds of the palearctic fauna, Order Passeriformes. London

Weisser, P. (1970): Die Vegetationsverhältnisse des Neusiedler Sees. Wiss. Arb. Burgenland 45

Wüst, W. (1960): Das Ismaninger Teichgebiet des Bayernwerkes (AG) der Bayerischen Landeselektrizitätsversorgung. Anz. Ornith. Ges. Bayern V: 434—451

Anschrift des Verfassers: Dr. G. Spitzer, II. Zool. Institut der Universität Wien, A-1010 Wien I, Dr.-Karl-Lueger-Ring 1

Distribution, reproduction, manifestations vocales et affinités du Bruant cendré,

Emberiza cineracea

Par

C. CHAPPUIS, H. HEIM DE BALSAC et J. VIELLIARD

(Société d'Études Ornithologiques, École Normale Supérieure, Paris)

Le Bruant cendré *Emberiza cineracea* est certainement à l'heure actuelle l'un des oiseaux les plus mal connus du Paléarctique occidental. Son étroite localisation géographique est pourtant remarquable et ses affinités méritent d'être précisées. Aussi sommes-nous heureux d'offrir à notre collègue et ami H. Kumerloeve cette contribution à ses belles recherches sur l'Asie Mineure.

Données historiques

Le Bruant cendré a été trouvé pour la première fois en avril 1836 près de Smyrne (= Izmir; fig. 1 b) par Strickland qui décrivit le ♂ ad sous le nom d'*Emberiza cinerea* (Proc. Zool. Soc. London, 1836 [et non 1832]), malheureusement préoccupé et de ce fait remplacé par *E. cineracea* C. L. Brehm (Hartert, Vögel pal. Fauna I, 1910).

Dès 1863, le Bruant cendré était l'objet des observations menées pendant plusieurs années à Burnabat (= Bornova, près Smyrne; fig. 1 b) par Th. Krüper. Celui-ci indiqua notamment (J. Orn. 23, 1875) le statut de migrateur et rapporta en Europe de nombreuses peaux, mais il trouva seulement le 10 mai 1889 une ponte dont on lira ci-dessous le destin. L'espèce était alors abondante dans cette région et fut même l'objet d'un petit commerce: de nombreux oiseaux allèrent en Allemagne, 4 sujets enrichirent le British Museum (♂ ad. 15 et 25 avril 1864 et 20 avril 1871; ♀ juv. 8 septembre 1863; coll. Krüper et Schrader; Cat. Birds XII) et les deux seuls sujets du Muséum de Paris avant notre donation furent fournis par Boucard (♂ ad. 22 avril 1872 coll. Krüper, 1877 ex coll. Riocour). Elle s'y maintient toujours (Kumerloeve, Bonn. zool. Beitr. 12, 1961; Orn. Soc. Turkey, 1969), mais sans qu'aucune précision biologique y ait été recueillie.

Depuis Krüper, seule la connaissance de la répartition d'*Emberiza cineracea* a fait quelques progrès. Tristram (Ibis [IV] 6, 1882) trouva le Bruant cendré entre Besni (= Beshni) et Nacar (= Nadjar) (fig. 1 h; cette dernière localité introuvable sur carte, mais réputée proche de Maraş, à l'ouest de Besni) en 1881; l'espèce n'y fut pas retrouvée depuis lors et son identité subspécifique est inconnue. La race orientale, dont des sujets avaient déjà été pris en migration et en hivernage (cf. infra), ne fut

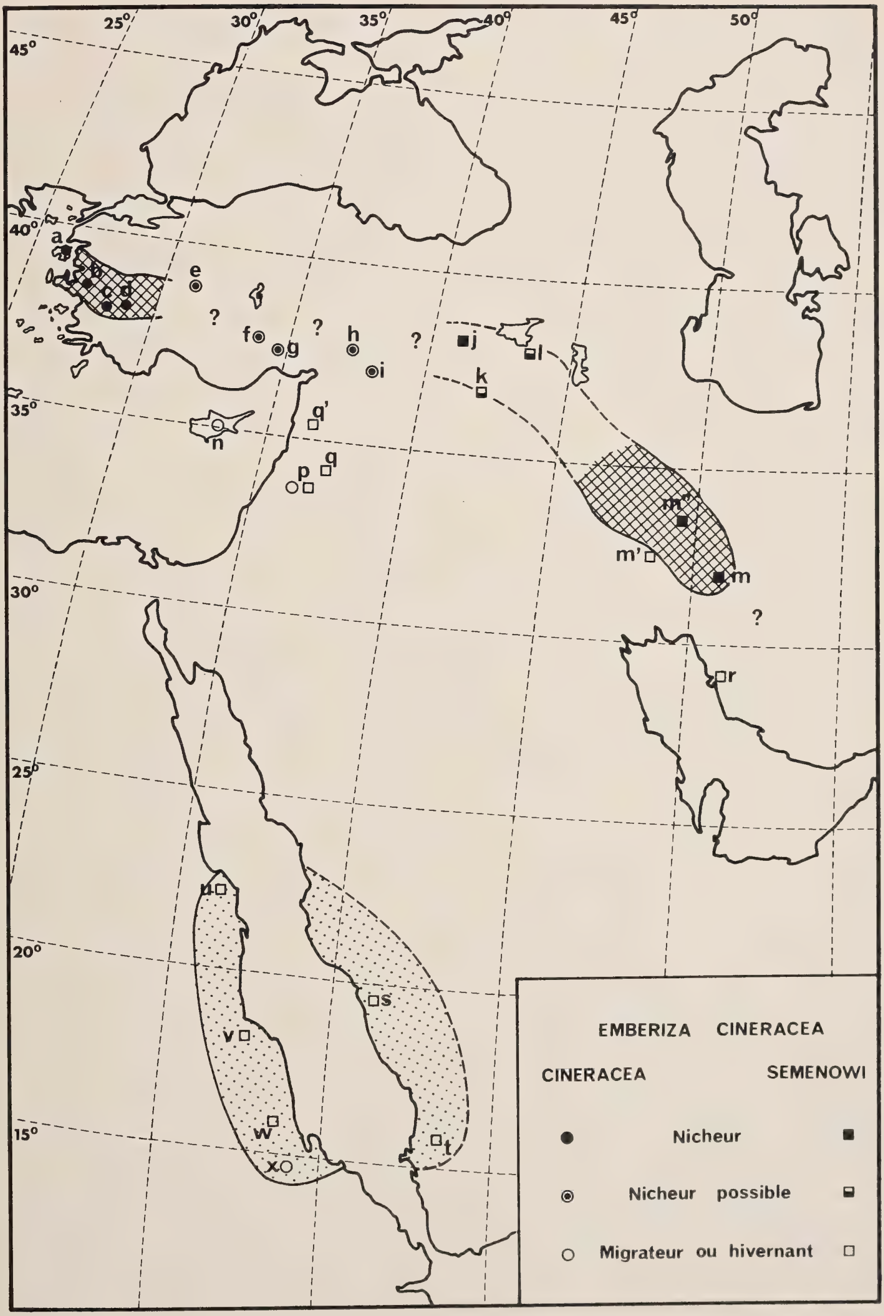

25°
30°
35°
40°
45°
50°
45°
40°
35°
30°
25°
20°
15°
a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
m'
m''
n
p
q
q'
r
s
t
u
v
w
x
?
EMBERIZA CINERACEA
CINERACEA
SEMENOWI
● Nicheur ■
◉ Nicheur possible ⬓
○ Migrateur ou hivernant □

Fig. 1: Distribution du Bruant cendré, *Emberiza cineracea*

décrite que plus tard par Zarudny, qui la trouva nicheuse dans le Zagros (fig. 1 m), sous le nom *semenowi* (Orn. Jahrb. 15, 1904).

Le hiatus entre les peuplements de Smyrne et du Zagros n'a été que partiellement comblé et, dans l'ignorance de l'extension de l'aire de *semenowi* vers le nord-ouest, le rattachement des oiseaux observés le long du Taurus à la race type a pu être superficiel. D'ouest en est, le bilan actuel des stations de reproduction, du moins possible, s'établit comme il suit. Un premier peuplement référable à la race type se situe autour de Smyrne: Lesbos (= Mytilène; Watson et Raines in Bauer et al., Cat. Faunae Graeciae, 1969; fig. 1 a), Aydin (avril 1876; Schrader, Orn. Jahrb. 2, 1891; fig. 1 c) et Nazilli (13 juin; Kumerloeve, l. c.; fig. 1 d). Le long du Moyen-Taurus toutes les stations sont à confirmer quant au statut des oiseaux et à leur identité raciale; il s'agit de Cuğu au sud d'Emirdağ (1 ind. aperçu le 27 juillet 1963; Bezzel, Anz. Orn. Ges. Bayern 7, 1964; fig. 1 e), Hortu près Eregli (1 ♂ le 24 avril; Warncke, Vogelwelt 85, 1964; fig. 1 f), peut-être même au lac Tuz sur le Plateau Central (Ganso et Spitzer, Egretta 10 [2], 1967), Gülek (1 ♂ chantant le 2 juillet 1956; Kumerloeve, l. c.; fig. 1 g), Besni (déjà cité) et Birecik (1 ♂ le 26 mai 1964; Kumerloeve, Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul B 35, 1970; fig. 1 i); notre ami Hans Kumerloeve nous a précisé personnellement qu'il ne s'agissait pas à Birecik de *semenowi,* ce qui constitue une importante indication sur la limite orientale de la race type. Plus à l'est en effet toutes les mentions concernent *semenowi:* région de Baykan (Vielliard, infra; fig. 1 j), Demir-Kapi en Syrie (15 mai 1962, mais nidification non prouvée; Kumerloeve, Alauda 37, 1969), Görentaş (ca 40 km au sud de Van, alt. 1 800 m; 1 ♂ chanteur le 1^er^ juin 1969, mais sans preuve de nidification; Hollom et Porter, Orn. Soc. Turkey, 1972; fig. 1 l) et l'aire classique, quoique imprécise, du Zagros (voir aussi Paludan, J. Orn. 86, 1938; fig. 1 m' et m''). Nos amis Phil Hollom et Richard Porter ont bien voulu nous communiquer le détail de leur observation qui montre nettement l'identité raciale.

En migration, la race type n'a été trouvée, à part une série d'observations pas assez sûres à Chypre les 7 à 14 avril 1929 (in Bannerman, Birds of Cyprus, 1958, et Handbook Birds Cyprus, 1971; fig. 1 n), qu'à Damas le 14 octobre 1919 (coll. Meinertzhagen in Kumerloeve, Alauda 37, 1969; fig. 1 p). La forme *semenowi* est connue aussi de Damas (23 octobre 1919, l. c.), ainsi que de Karyatein (= Qaryateïn; 8 avril 1905; Carruthers, Ibis (IX) 4, 1910; type de *E. citriniventris* Sclater, Bull. B. O. C. 16, 1905; fig. 1 q) et d'Aïn-el-Taka (= vallée de l'Oronte à mi-chemin entre Homs et Antioche; bonne observation d'une ♀ *semenowi* le 5 août 1964; Kattinger, Naturforsch. Ges. Bamberg Ber. 45, 1970; fig. 1 q'); on peut certainement y rapporter le ou les sujets collectés à Bushire (♀ im le 27 mars 1885, Sharpe, Ibis (V) 4, 1886; 3 ind. fide Sclater, Ibis (VIII) 6, 1906; fig. 1 r). Au Liban (Kumerloeve, Alauda 40, 1972) comme en Iraq (Allouse, Avifauna Iraq, 1953; Mahdi et Georg, Iraq nat. Hist. Mus. Publ. 26, 1969) les données certaines manquent; d'autres mentions existent aussi pour la Syrie, mais restent imprécises.

En hivernage, il semble, en dépit du petit nombre de renseignements, que les deux races se mélangent sur une aire restreinte autour de la Mer Rouge: Asir (*semenowi* en décembre; Meinertzhagen, Birds of Arabia, 1954; fig. 1 s), Yémen (*semenowi* en mars et en décembre, Meinertzhagen, l. c.; en janvier fide Hartert, l. c. III, 1921—22; fig. 1 t), extrême sud-est de l'Egypte (*semenowi* au djebel Elba le 12 février 1928, Meinertzhagen, Nicoll's Birds of Egypt, 1930; fig. 1 u), Soudan (Erkowit au sud-ouest de Suakin, Kassala = Red Sea Province, 3 ind. *semenowi,* Lynes in Hartert l. c.; fig. 1 v) et Erythrée (*semenowi* à Keren, 1 juv octobre, Heuglin in Reichenow, Vögel Afrikas III, 1904—05 et 1 ind., Zedlitz in Hartert, l. c.; *cineracea* à Ghadi Saati sur le Mareb fide Vaurie, Birds Pal. Fauna, 1959, sans doute le 6 novembre 1903, Schrader in Hartert, l. c.; fig 1 w et x).

Observations nouvelles (J. Vielliard)

Je n'ai rencontré qu'une fois le Bruant cendré, malgré près de 6 mois de prospection en Turquie surtout orientale (juillet-octobre 1967, novembre 1968 et mai 1969), sans compter plusieurs voyages en Irak et en Iran (Zagros) en hiver; mais en fait ma rencontre du 23 mai 1969 fut la seule occasion où se trouvaient réunis site et date favorables, encore que la localisation géographique fut imprévue. Donc ce jour-là, à environ 150 km à l'est-nord-est de Diyarbakir, près de Baykan (fig. 1 j), je découvre deux stations d'*Emberiza cineracea.*

La première est un petit ravin de 10 ha, où je recense 4 couples nicheurs: 2 ♂ chantent tandis que les ♀ restent introuvables sans doute sur leur nid, un 3e ♂ chanteur me permet de trouver la femelle mais pas la ponte, enfin je peux observer un couple et son nid avec 4 pulli de 2 ou 3 jours (le ♂ chante et je l'enregistre, tandis que la ♀ tient le nid). Ce nid est placé sous une touffe d'herbes dans le bas d'une pente caillouteuse. Le site est escarpé vers le haut; le fond du vallon et le versant opposé sont couverts d'une végétation buissonnante qui contraste avec l'aridité de la région, contrefort de l'Arménie vers le désert syrien; l'altitude est de 900 m. Un rapide recensement des couples nicheurs sur ces 10 ha précise la physionomie du site: *Circaetus gallicus* (1), *Falco tinnunculus* (1), *Alectoris chukar* (1), *Streptopelia turtur* (5), *Cuculus canorus* (2), *Coracias garrulus* (2), *Merops apiaster* (1), *Dendrocopos syriacus* (1), *Garrulus glandarius* (1), *Hirundo daurica** (1), *Parus major* (1), *Parus lugubris* (2), *Sitta neumayer* (1), *Turdus merula* (4), *Oenanthe oenanthe* (2), *Irania gutturalis** (1), *Agrobates galactotes* (2), *Cettia cetti* (5), *Hippolais languida** (2), *Hippolais pallida* (3), *Sylvia communis* (1), *Muscicapa striata* (?), *Motacilla cinerea*

(1), *Lanius nubicus** (2), *Carduelis carduelis* (?) et *Emberiza melanocephala* (8); *Neophron percnopterus, Milvus migrans* et *Pernis apivorus* étaient observés de passage. Un astérisque* signale les espèces pour lesquelles il s'agit d'une localité nouvelle.

La seconde station, à 18 km de la première, se présente comme une croupe aride d'éboulis rocheux avec quelques *Juniperus* et des touffes d'herbe espacées, à 850 m d'altitude. Sur une vingtaine d'hectares, j'ai recensé 8 couples d'*Emberiza cineracea* dont j'ai collecté 3 ♂, 1 ♀ et un nid avec 6 oeufs frais. Le milieu est plus pauvre et je comptais seulement 6 à 8 *Streptopelia turtur*, 1 *Sitta neumayer*, 2 ou 3 *Carduelis carduelis*, 1 *Emberiza calandra* et 4 ou 5 *E. melanocephala.*

Nos mensurations (tabl. I) et celles des 2 ♂ du Muséum de Paris (M. N. H. N.; cf. supra): ala = 92 et 93 mm, se placent entre les normes indiquées par Hartert (l. c.) pour chaque sexe: ♀ = 87—88 mm, ♂ = 95—97 mm; la différence sexuelle serait en fait presque nulle, comme paraît l'être la variation raciale: *semenowi* 6 ♂ = (88) 91—96 mm, 3 ♀ = 86—90 mm (Paludan, l. c.).

Le régime alimentaire indiqué par les contenus stomacaux de nos sujets (tabl. I) est exclusivement animal (à cette époque de reproduction), à base de Coléoptères imagos et de Lépidoptères pré-imaginaux; aucune graine ni débris végétal n'a été trouvé.

Tableau I: *Emberiza cineracea semenowi.* Baykan (Turquie), 23 mai 1969; coll. Vielliard in M. N. H. N. (Paris)

No.	ala mm	sexe	tractus génital	contenu stomacal
124	91	♂	perdus au M. N. H. N.	
125	94	♂	? (abîmé)	nombreux débris de Coléoptères et et Diptères imagos; 2 ou 3 grosses chenilles; 1 petit Gastéropode.
126	93	♂	test. 10×5 mm	nombreux débris de Coléoptères imagos et de divers autres Arthropodes; 28 petites chrysalides.
127	90	♀	en régression	nombreux débris de Coléoptères imagos et probablement de Diptères; 1 chenille.

Remarques biogéographiques et écologiques

Le plus surprenant dans la découverte des stations de Baykan est l'appartenance des oiseaux à la race *semenowi*, réputée nettement plus orientale mais dont l'aire doit donc être considérablement étendue vers le nord-ouest, incluant probablement les stations k et l de la figure 1 et justifiant mieux le passage en Syrie (fig. 1 p et q). Mais cette nouvelle étape dans notre connaissance de la distribution du Bruant cendré soulève un nouveau problème fort intéressant, celui des rapports entre les deux formes bien différenciées *cineracea* et *semenowi;* Baykan n'est en effet qu'à quelque 300 km de Besni et Birecik (fig. 1 h et i) et les deux formes devraient se rejoindre à ce niveau; Baykan constitue d'ailleurs un nouveau jalon entre les peuplements du Taurus-Hatay et du Zagros pour les 4 espèces signalées précédemment d'un astérisque (*).

Quant à la distribution globale de l'espèce, dont nous voyons désormais se profiler les contours, elle constitue toujours un sujet d'étonnement par son étroitesse. Cette aire court le long de l'arc montagneux du Taurus au Zagros, bien que l'espèce ne soit absolument pas montagnarde. Même si elle atteint des altitudes élevées (fig. 1 l), qui ne représentent en fait que le rebord des vallées dans la région considérée, cette espèce se trouve aussi au niveau de la mer et ne recherche que les pentes rocheuses à végétation maigre; on pourrait qualifier le Bruant cendré d'oiseau collinéen semi-aride et il ne semble pas que les stations du Taurus et du Zagros dépassent cet étage.

Une autre question que nous évoquerons est celle des relations congénériques du Bruant cendré. Le long de 90 km de pistes autour de Baykan, 30 couples de Bruants proyers, *Emberiza calandra,* et 120 couples de Bruants mélanocephales, *Emberiza melanocephala,* étaient comptés; *Emberiza cineracea,* dont le plumage et les perchoirs sont un peu plus discrets, n'était pas repérée en dehors de nos deux stations où il surclassait numériquement les deux espèces précédentes (sauf *E. melanocephala* dans la première de nos stations). Comme nous le préciserons en conclusion, les affinités du Bruant cendré ne se situent pas vers ces espèces et leurs rapports écologiques ne paraissent pas très proches. Nous verrons qu'il pourrait en être autrement en d'autres localités.

Description de la ponte et du nid (H. Heim de Balsac)

L'étroitesse de l'aire de répartition, conjuguée à la faible densité ou à la dispersion de l'espèce, rend parfaitement compte de l'indigence des observations concernant la biologie de la reproduction de ce Bruant. Les documents recueillis par Vielliard sont d'autant plus intéressants qu'ils concernent la race *semenowi,* encore moins connue que la forme nominale *cineracea.*

Pour cette dernière nous possédions les données suivantes. Krüper obtint de ses collecteurs attitrés, le 10 mai 1889, une ponte découverte à Burnabat, non loin de Smyrne, mais sans fournir le moindre détail circonstancié sur cette trouvaille. Cette ponte comportait au moins 4 oeufs, comme l'on peut en déduire d'après sa destinée. Effectivement un oeuf fut cédé à Dresser et un second passa dans la collection de Newton à Cambridge; les autres oeufs ("remaining eggs") et le nid, nous dit Dresser, furent remis au Musée d'Athènes. Dresser eut le bon esprit de publier une planche coloriée de différents oeufs paléarctiques rares ou non figurés à l'époque (Ibis [VIII] 4, 1904) et celui d'*E. cineracea* est figuré avec beaucoup d'exactitude, mais il n'est rien indiqué dans le texte des mensurations. C'est à ce document unique que s'était référé Hartert (l. c.). Depuis cette époque déjà lointaine il ne semble pas que des documents authentiques sur le mode de nidification et les oeufs d'*E. cineracea* aient figuré dans la littérature. Il existe bien dans la collection oologique de feu A. Koenig au Musée de Bonn une ponte de 4 oeufs (ex coll. Gressin) imputée à *E. cineracea,* mais en provenance du Turkestan. Cette origine semble exclure toute appartenance à *E. cineracea* qui n'a jamais été signalé dans cette contrée éloignée de l'aire normale de reproduction; par contre, d'après la description des oeufs (Katalog Nido-Oolog. Samml. Mus. A. Koenig, II, s. d.) il pourrait s'agir d'*E. hortulana* ou *buchanani,* qui tous deux nichent au Turkestan.

Les nids d'*Emberiza cineracea semenowi* découverts par Vielliard se trouvaient posés sur un sol en pente, accotés à une pierre et plus ou moins dérobés à la vue par une touffe végétale aux feuilles retombantes. Le nid contenant 6 oeufs fut prélevé, tandis que l'autre et son lot de quatre très jenes pulli (encore nus) resta en place. Rapporté sans dommage, ce nid, de type ouvert et en coupe naturellement, montre les caractères suivants. Volume relativement réduit si on le compare aux constructions d'*E. citrinella* ou *cirlus,* oiseaux de taille analogue; mais il faut se rappeler qu'un nid placé à terre comporte toujours moins de matériaux que celui qui est édifié dans des branchages, fussent-ils ceux d'un buisson bas et dense, l'environnement protecteur du premier (pierre, touffe végétale, appui du sol) permettant une économie des matériaux de construction. L'infrastructure du nid en question forme une couronne de tiges et de tigelles végétales desséchées assez grossières (feuilles d'un petit chardon, chaumes et pieds entiers de Graminées); cette couronne est très mince au contact de la pierre à laquelle elle s'appuie, mais dense et bien tressée sur la face opposée. La coupe proprement dite est formée de radicelles entremélées de poils qui semblent provenir de chèvres; mais il ne s'agit pas d'un feutrage épais, le fond du nid se montrant perméable au regard. Le diamètre de la coupe est d'environ 7 centimètres, sa profondeur ne dépassant pas 3 cm.

Il n'est pas inutile d'examiner avec soin les caractères des oeufs, non pas seulement du fait de leur rareté, mais par comparaison avec ceux des autres représentants du genre *Emberiza.* Ce genre, qui paraît morphologiquement très homogène, au point qu'on hésite à en distraire l'espèce très spéciale par sa patterne et son type de mue *melanocephala-bruniceps* et le sous-genre *Fringillaria,* montre selon les espèces des oeufs qui peuvent varier considérablement par les caractères de leur pigmentation. Il serait sans doute présomptueux de vouloir tirer des conclusions phylogéniques précises de tels caractères, mais ceux-ci permettent néanmoins de rapprocher certains Bruants entre eux et de former ainsi des groupes particuliers d'espèces (sans vouloir en faire des superspecies). De tels groupements peuvent avoir une signification biogéographique et il semble que ce soit précisément le cas de celui où nous placerons *Emberiza cineracea.*

La majorité des Bruants paléarctiques émettent des oeufs dont les marques colorées affectent des formes caractéristiques qui ne se retrouvent, parmi les Passeraux paléarctiques, que chez les Fringillidés du groupe *Coccothraustes-Eophona-Mycerobas* et chez *Phragamaticola aedon,* Sylviidé voisin des Rousserolles. Il s'agit de marques linéaires, de teinte toujours foncée (noir, brun-noir, noir violacé ou rougeâtre), représentant soit des arabesques zigzagantes, soit des accents circonflexes ou des V, soit encore des filaments minces comme des cheveux enroulés autour du gros pôle de l'oeuf. Il est admis que la forme particulière des marques colorées qui ornent la coquille dépend des mouvements de cheminement ou de translation (rotation) que l'oeuf effectue dans la portion inférieure de l'oviducte au moment où les pigments se déposent et s'imprègnent sur l'ultime couche du calcaire coquillier. En outre se voient chez les Bruants des taches de teinte également foncée, mais sans formes particulières et telles qu'on peut en rencontrer chez une foule d'oiseaux. Enfin ne manquent presque jamais des macules en profondeur, plus pâles, nuageuses parfois, de teinte grisâtre ou lilacée plus claire que les précédentes. La coquille des oeufs de Bruants présente aussi une teinte de fond qui peut se montrer soit bleu verdâtre ou olivâtre, soit rosée ou violacée, soit encore beige ou isabelle, selon les espèces, le blanc pur étant exceptionnel.

A ce schéma classique correspondent les oeufs des espèces suivantes: *E. calandra* à tonalité générale rougeâtre, *E. citrinella* et *leucocephalos* où la tonalité est le gris violacé, *E. cirlus* caractérisé par sa teinte de fond bleu verdâtre, *E. cia* et *cioides* bien particuliers avec leurs traits filiformes et enroulés sur un fond gris-beige, *E. schoeniclus, pyrrhuloides* et *pallasi* reconnaissables à leur teinte de fond olivâtre. Puis vient un autre groupe, plus limité, comprenant *E. hortulana, caesia* et *buchanani.* Ici la couleur de fond est toujours claire, simplement teintée de bleuâtre ou de beige. La rareté des traits en arabesques est caractéristique et frappe au premier coup d'oeil; toutefois certains de ces traits subsistent, quelquefois seulement sur certains oeufs d'une même ponte. Les grosses taches foncées, à peu près noires, se répartissent assez uniformément sur l'ensemble de la coquille, sans se condenser au gros pôle. On peut dire que les marques si caractéristiques des oeufs d'*Emberiza* ne subsistent ici qu'à l'état de traces, comme pour nous rappeler toutefois qu'il s'agit bien de Bruants. Enfin viennent des espèces dont les oeufs sont tout-à-fait différents des précédents. En premier lieu il faut citer le tandem *E. melanocephala-bruniceps* dont les oeufs, bleuâtres ou parfois blancs à l'état frais, sont parsemés de taches punctiformes brunâtres les faisant ressembler à certains types de Moineaux. Nous retrouvons un aspect assez analogue sur les oeufs d'*E. spodocephala* et *fucata* où le semis de taches punctiformes couvre la plus grande partie de la coquille. Les Bruants du sous-genre *Fringillaria* se rattachent également à ce type de coloration qui pourrait faire songer à des oeufs de *Motacilla alba* plutôt qu'à ceux d'un *Emberiza.* Quant aux oeufs d'*E. sulphurata,* ils ressemblent à tel point à ceux de *Sylvia borin* ou *atricapilla* (non érythriques) qu'on pourrait s'y tromper. Reste une série d'espèces dont les oeufs sont insuffisamment connus ou authentifiés pour qu'il soit utile de les mentionner.

Il saute aux yeux que la ponte d'*Emberiza cineracea semenowi* (fig. 2) rentre dans la catégorie représentée par *E. hortulana, caesia* et *buchanani.* Les arabesques et les « accents circonflexes » caractéristiques des oeufs de Bruants ne figurent ici que sur certains oeufs de la ponte ou sur une de leurs faces seulement. Ainsi le spécimen (brisé) situé en haut et à gauche de la figure 2, montre le trait le plus marqué et le plus long de la série; l'oeuf qui fait suite ne présente qu'un accent circonflexe; le suivant, en haut à droite, montre au gros pôle un ou deux traits courts et sur le milieu de

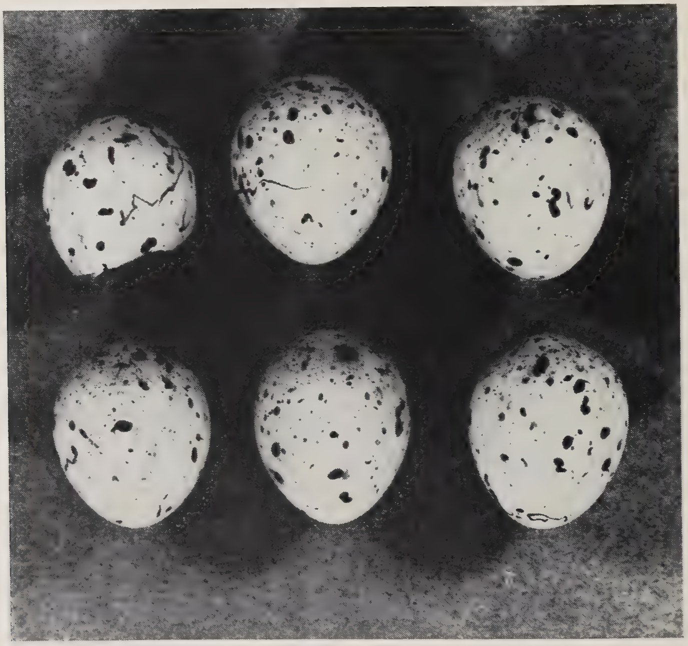


Fig. 2. *Emberiza cineracea semenowi.* Ponte de 6 oeufs, Baykan (Turquie), 23 mai 1969; coll. pers.

la face exposée un trait court et un accent. Le premier oeuf à gauche de la rangée inférieure présente un petit zigzag; le suivant ne possède aucun trait caractéristique; le dernier montre une arabesque au pôle inférieur. Le nombre et la disposition des grosses taches disséminées sur l'entière surface des oeufs, sans former de couronne, sont dans le style d'*E. hortulana.* Les caractères particuliers à *E. cineracea* résident peut-être dans la teinte bleutée du fond de la coquille (gris-beige chez *hortulana*) et dans le semis de très petites taches disséminées entre les plus grosses. Il faudrait un matériel plus abondant pour affirmer la véritable originalité de ces derniers caractères. Mais il est certain que les oeufs, tels qu'ils se présentent dans cette ponte, reproduisent très exactement l'image de celui qui est figuré par Dresser. Les mensurations des oeufs de notre ponte sont: ca 20×16 (fêlé) — 19,9×15,3 — 20,4×15,4 — 20,5×15,4 — 20,5×15,5 — ? (brisé). Les oeufs semblent un peu moins allongés que ceux de *citrinella, cirlus* etc., caractère qui se retrouve chez *hortulana.*

La fécondité d'*Emberiza cineracea,* d'après les documents rapportés par Vielliard, serait de 4 à 6 oeufs, chiffres qui sont d'ailleurs indiqués comme normaux et classiques chez les *Emberiza.* Toutefois il faut se rappeler qu'il s'agit, dans le cas présent, de premières pontes qui pourraient être suivies de secondes après élevage de la première nichée, comme il est normal chez les Bruants en Europe moyenne. Le chiffre de 6 oeufs est, en fait, assez exceptionnellement élevé et montre bien qu'il s'agit d'une première ponte, qui correspond d'ailleurs à l'époque printanière après le retour des migrateurs sur leurs lieux de nidification. Ce chiffre de 6 oeufs est effectivement très rarement atteint par les Bruants nichant en Europe moyenne; il ne se voit guère que chez *E. calandra.* Il est vrai qu'en Europe orientale et sans doute en Asie antérieure les pontes de la plupart des Rapaces et des Passereaux sont un peu plus élevées qu'à l'ouest (question d'ordre racial et génétique ou bien en relation avec des conditions de vie plus favorables?). Il est vrai également qu'en Afrique du Nord *Fringillaria striolata* n'émet, au maximum, que 4 oeufs par ponte (mais combien se produit-il de pontes au cours de l'année chez ce Bruant anthropophile?) et que les Bruants septentrionaux *Plectrophenax nivalis* et *Calcarius lapponicus* peuvent pondre 7, voire 8 oeufs, lorsqu'ils n'effectuent qu'une seule ponte annuelle du fait de la briéveté de la saison estivale.

En tout cas, ce que nous connaissons désormais de la reproduction d'*Emberiza cineracea* montre qu'il n'existe pas dans cette espèce de déficience de la fécondité potentielle, déficience qui aurait pû expliquer la rareté de l'oiseau.

Description et comparaison des caractères acoustiques (C. Chappuis)

L'utilisation des manifestations vocales pour la recherche de rapports phylogéniques s'effectuera ici, comme d'habitude, avec une certaine prudence et en restant soumis aux restrictions que nous avons cru devoir dégager antérieurement (Chappuis, Alauda 37, 1969).

Pour le présent travail, une quarantaine de documents sonores différents ont été utilisés et analysés avec le sonagraphe de Kay. Les matériaux disponibles concernant *Emberiza cineracea* (enregistrements de J. Vielliard[1]) sont constitués d'une part par une forme de chant et d'autre part par deux types de cris, soit trois sortes de vocalisations différentes émises par un mâle en période de nidification (23 mai 1969, première station près de Baykan, vide supra). Nous nous excusons de n'avoir pas la place ici de détailler notre documentation, ni d'illustrer ci-dessous la mention des groupes différents que nous avons pu reconnaître; enfin la littérature n'a pas traité du même aspect du problème et nous renvoyons à la publication de Thorpe et Lade (Ibis 103, 1961).

I) Examen du chant

Les phrases du chant d'*E. cineracea* sont d'une durée de 1,0 à 1,2 s, séparées par des silences de 5,5 s. Elles sont constituées par quatre notes identiques émises à un rythme relativement régulier et sont suivies successivement d'une brève note plus aigue et d'une finale longue paraissant plus grave à l'oreille que les premières notes.

Ces notes présentent deux caractères fondamentaux: a) elles sont à peine modulées en fréquence; b) elles sont discontinues, ce qui donne à l'oreille une impression de vibration et ce qui se traduit par une série de stries sur les tracées obtenus par analyse en bande large.

Voyons donc, en fonction de la représentation graphique de ces éléments (sonagrammes; fig. 3) et par rapport à la quinzaine de Bruants paléarctiques dont le chant nous est actuellement connu, comment se situe *E. cineracea.*

Bien que les Bruants forment une famille très diversifiée sur le plan acoustique, certains caractères apparaissent d'emblée qui permettent de dégager des groupes d'espèces. Il existe en effet essentiellement deux types de notes utilisées par ces oiseaux:

Des notes peu modulées en fréquence, mais par contre fortement et rapidement modulées en intensité, sont pratiquement les seules utilisées par *E. calandra, citrinella, cineracea, hortulana, caesia* et *aureola.*

Des notes fortement modulées en fréquence, mais n'apparaissant ni «striées» sur les tracés ni vibrées à l'audition, sont les seules utilisées par *E. cia, cirlus* et *rustica* et *Plectrophenax nivalis.*

---

[1] Nous avons utilisé la totalité de la bande originale de Vielliard, mais des enregistrements d'*E. cineracea* ont été publiés en disques: Taylor in Europe-Sud 13, CIPSO (04-Aubenas, France) et Vielliard in A field guide to the birds songs of Britain and Europe 11, Förlaget Sveriges Radio (10510 Stockholm, Suède).

Par ailleurs certaines espèces emploient les deux types de notes dans leur chant; ce sont *E. pusilla, schoeniclus, yankowskii* et *melanocephala-bruniceps* et *Calcarius lapponicus.*

Parmi les six espèces du premier groupe, l'examen de la structure mélodique générale de la phrase, surtout au point de vue temporel, fait apparaître un sous-groupe très homogène: *E. caesia, hortulana, citrinella* et *cineracea.* En effet ces quatre espèces ont en commun la structure suivante: série initiale constituée par la répétition régulière d'une même note ou d'un groupe de deux notes, suivie d'une finale longue et peu modulée. Nous n'analyserons ici que ce groupe de 4 espèces (fig. 3).

A) Comparaison temporelle

a) Nombre d'éléments.

E. caesia utilise 3 ou 4 notes initiales, *hortulana* 3 à 7 et *citrinella* 6 à 15. Sur ce point donc, *E. cineracea* avec 4 notes initiales, se rapproche surtout de *caesia.*

b) Rythme.

L'espacement entre le début de deux notes consécutives est assez régulier chez *caesia,* soit sur les 5 enregistrements étudiés respectivement: 21—21—25, 28—25, 30—32, 31—29, 32—32—34 (en centièmes de seconde).

E. citrinella nous offre un rythme parfaitement régulier au centième de seconde près, soit pour les 7 cas étudiés: 15, 15, 15, 22, 28, 28 et 28.

E. hortulana par contre varie son rythme et en général l'accélère, ainsi qu'il apparaît dans les exemples suivants: 27—27—25, 32—30—25—23—22, 41—39, 41—37—36, 44—42.

Or chez *E. cineracea* nous obtenons le rythme suivant: 34—22—20. Cette accélération est donc analogue à celle d'*hortulana,* dont nous nous rapprochons nettement quant à ce paramètre.

Par contre la durée moyenne des intervalles, qui est de 25(/100 s) pour *cineracea,* est de 21 pour *citrinella,* 28 pour *caesia* et 33 pour *hortulana.* C'est donc, pour ce facteur, de *caesia* que nous nous rapprochons à nouveau.

B) Comparaison tonale

La pureté des notes est indiquée sur les tracés effectués en bande large (« Wide ») par la largeur de la bande noire qui représente le son. La hauteur importante des taches qui représentent les notes est due ici à la superposition de modulations rapides en intensité et en fréquence. En fait il apparaît que ces caractères, ainsi d'ailleurs que les variations lentes de tonalité au cours de l'émission de chaque note, sont sensiblement les

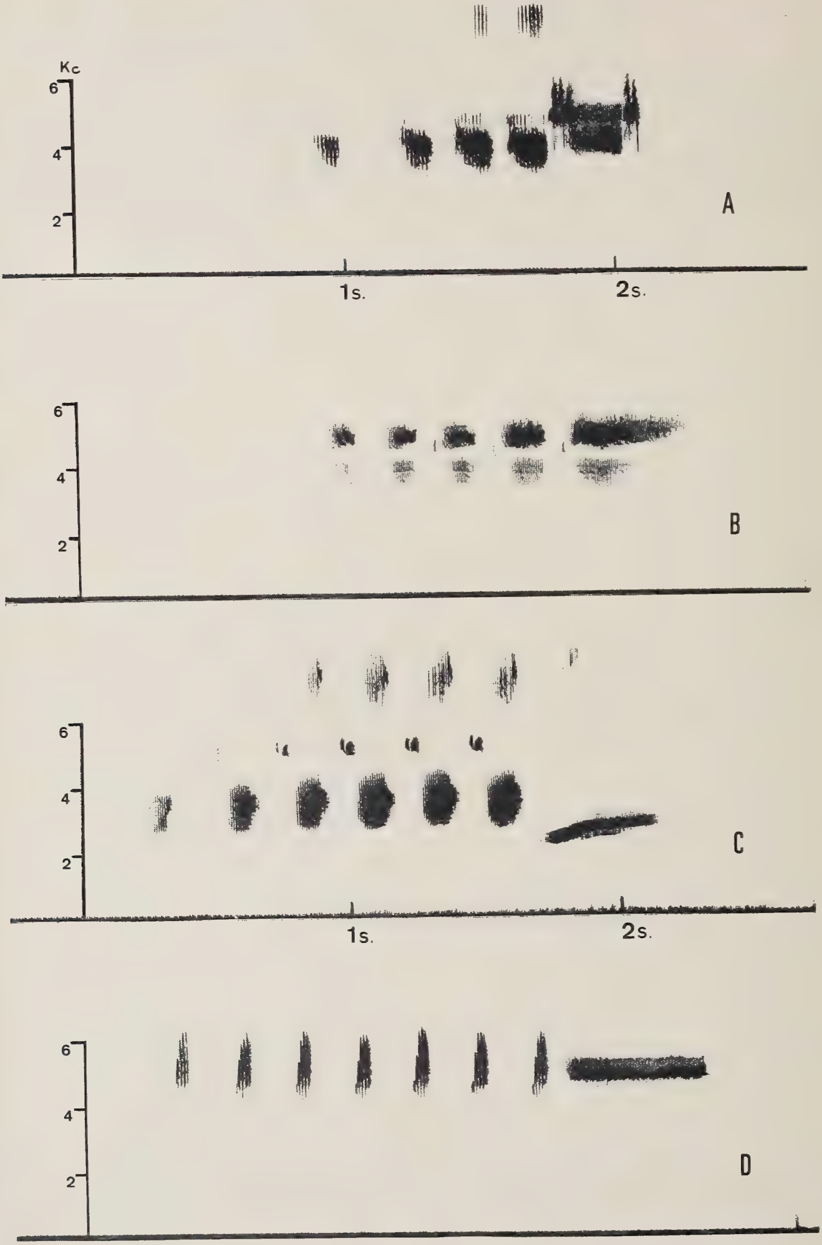


Fig. 3. Sonagrammes du chant de quatre Bruants affines: A = *Emberiza cineracea*, B = *E. caesia*, C = *E. hortulana*, D = *E. citrinella*. (Les fréquences sont mesurées en kilocycles et le temps en secondes).

mêmes pour les quatre espèces. Ces comparaisons tonales ne peuvent donc être utiles dans le cas présent.

En résumé, pour le chant, seules les variations d'intensité dans le temps sont utilisables et nous donnent deux rapprochements avec *caesia* et un avec *hortulana*. On se rend d'ailleurs bien compte à l'examen des tracés (fig. 3) qu'une synthèse de chant de *cineracea* pourrait être réalisée en utilisant successivement quatre notes d'*hortulana* et la finale de *caesia* encadrée par deux notes de *citrinella*.

II) Examen des cris

L'étude des cris nous amène à des conclusions analogues à celles obtenues pour le chant. Remarquons d'abord que *cineracea*, comme les trois autres espèces, alterne volontiers deux types de cris différents.

Le premier type de cri est vibré, impur et pourrait correspondre à l'onomatopée «trri»; celui de *cineracea* ressemble étonnament à celui de *citrinella*.

L'autre type de cri, une sorte de «tieu» descendant, se retrouve de façon indentique chez *caesia* et *hortulana*, comme le montrent les tracés (fig. 4).

En conclusion, sur le plan acoustique, *Emberiza cineracea* se rapproche surtout d'*E. hortulana-caesia*, que l'on peut considérer acoustiquement comme des espèces jumelles encore peu différenciées, et à un moindre degré d'*E. citrinella*.

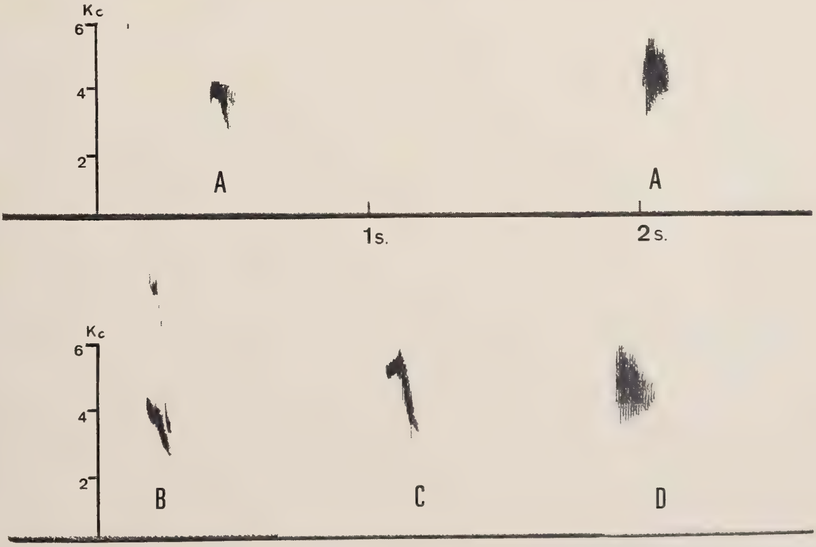


Fig. 4. Comparaison de deux types de cris: A = *E. cineracea*, B = *E. caesia*, C = *E. hortulana*, D = *E. citrinella*.

Discussion systématique

En conclusion, il apparaît clairement, à l'aide de l'oologie et de la bioacoustique, que *Emberiza cineracea* appartient au groupe des Ortolans *E. hortulana, caesia* et *buchanani,* comme la plupart des systématiciens le pressentait¹). Cette inclusion permet de fixer une unité biogéographique à ce groupe d'espèces, que l'on pourrait qualifier de pontico-méditerranien et dont le centre de spéciation paraît situé en Asie Mineure. L'aire de *cineracea,* elle-même partiellement couverte par *hortulana,* s'appuie à l'ouest sur celle de *caesia* et à l'est sur celle de *buchanani* et il serait intéressant d'étudier les rapports étho-écologiques que ces espèces peuvent entretenir.

Nos résultats ne sont toutefois que partiels, à cause de l'insuffisance de la documentation disponible sur les espèces du Paléarctique oriental, et cela d'autant plus que le vaste genre *Emberiza* recouvre des types variés à des stades évolutifs complexes. Notre groupe de 4 Ortolans ne peut être considéré comme fermé, *E. citrinella* y est apparenté acoustiquement et sans doute en est-il de même d'autres espèces; c'est tout le genre *Emberiza,* tel qu'actuellement admis, avec l'espèce très spéciale *melanocephala-bruniceps,* le sous-genre *Fringillaria,* le groupe homogène des formes éthiopiennes et les divers types orientaux, qui mérite une révision d'ensemble.

Zusammenfassung

Oologische und stimmliche Merkmale weisen der Türkenammer *(Emberiza cineracea)* einen Platz in der Gruppe der Ortolane *(Emberiza hortulana, E. caesia, E. buchanani)* an ¹); das Entwicklungszentrum dieser Artengruppe dürfte in Kleinasien liegen. Das Verbreitungsgebiet von *E. cineracea* deckt sich z. T. mit dem von *E. hortulana* und grenzt im Westen an das von *E. caesia,* im Osten an das von *E. buchanani;* es dürfte eine interessante Aufgabe sein, die etho-ökologischen Beziehungen der genannten Arten zu untersuchen.

Ebenso bedürften die verwandtschaftlichen Beziehungen aller üblicherweise in der Gattung *Emberiza* zusammengefaßten Ammernarten der Klärung. Den Ortolanen (einschl. *E. cineracea*) steht stimmlich *E. citrinella* nahe. Die Gruppe *melanocephala-bruniceps* hebt sich in mehrfacher Hinsicht deutlich von den anderen *Emberiza*-Arten ab. Oologisch nähern sich ihr einerseits *E. fucata* und *E. spodocephala,* andererseits die Arten der Untergattung *Fringillaria.*

Anschrift der Verfasser: Dr. C. Chappuis, Prof. Dr. H. Heim de Balsac und Dr. J. Vielliard: École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46, Rue d'Ulm, 75 Paris (5e), Frankreich.

---

¹) Auf Beziehungen von *Emberiza cineracea* zur Gruppe der Ortolane (Untergattung *Glycyspina* Cab.) hat auch Wolters (1952, Bonn. zool. Beitr. 3: 241) hingewiesen.

Comportement des colonies de *Geronticus eremita* dans le sud marocain, lors des periodes de sécheresse

Par

PAUL ROBIN, Marrakech

Nous avons l'intention de publier prochainement dans «Alauda» l'ensemble de nos observations sur G. *eremita* dans le sud marocain. Toutefois, en hommage amical à notre collègue et ami, le Docteur H. Kumerloeve, nous présentons nos notes récentes sur le comportement de l' «Ibis chauve» durant les périodes de sécheresse.

Après un aperçu climatologique sur la région du Maroc située au sud du 32e parallèle, ligne joignant Safi à Figuig, nous étudierons les réactions des colonies d'Ibis à la lumière de nos observations faites durant le printemps sec de l'année 1973.

I. Climatologie du sud marocain

Bordé à l'ouest par l'océan Atlantique, au sud par le Sahara, le sud du Maroc est découpé par les chaînes montagneuses du Grand Atlas et de l'Anti-Atlas. Celles-ci délimitent une série de zones arides et prédésertiques, où s'affrontent les influences sahariennes et maritimes.

Bien que nos connaissances des conditions météorologiques manquent de recul, il semble que, depuis le début de notre siècle, on puisse distinguer deux grandes zones climatiques: l'une située au nord et au sud-ouest du grand Atlas où l'influence maritime parait importante, l'autre au sud du Grand Atlas et au sud-est de l'Anti-Atlas où l'influence saharienne impose sa loi.

Alors que le climat des régions de Marrakech et d'Agadir se caractérise par l'irrégularité, il semble, au contraire, que dans les zones prédesertiques on puisse faire état d'une certaine périodicité de dix années: sept années de sécheresse succédant à trois années d'humidité relative.

Mais cette conception ne saurait être trop tranchée. En effet, durant les périodes de sécheresse saharienne, il arrive qu'une puissante vague désertique, franchissant les barrières du relief montagneux, étende son influence néfaste jusqu'à la côte atlantique et au nord du Grand Atlas. Tel fut le cas des années 1960 et 1973.

II. Réactions de l'avifaune en fonction des conditions météorologiques, dans le sud marocain

Ces réactions ont déja été étudiées par d'émminents naturalistes qui nous en ont donné des descriptions détaillées. Toutefois le changement radical de ces zones arides et désertiques en fonction des pluies, revêt un aspect si déconcertant pour le naturaliste que nous insistons particulièrement sur ce phénomène.

Il faut avoir longtemps vécu dans ces régions pour comprendre toutes les possibilités d'adaptation de l'avifaune aux dures conditions imposées par le climat.

Aux périodes d'humidité relatives, exaltantes par l'explosion de vie qu'elles entraînent, succèdent de longues périodes de sécheresse où tout forme de vie parait figée, attendant des jours meilleurs.

Pendant ces périodes de sécheresse, on a tendance à croire que, du fait de leur possibilité, les oiseaux cherchent à fuir vers des régions plus hospitalières. Ceci est vrai pour les migrateurs paléarctiques. Mais les réactions des espèces des terrains arides sont, en fait, beaucoup plus complexes.

Il est certes des espèces comme *Pterocles alchata* ou à un degré moindre, *P. senegallus,* qui n'hésitent pas à parcourir des distances énormes pour retrouver une ambiance adéquate.

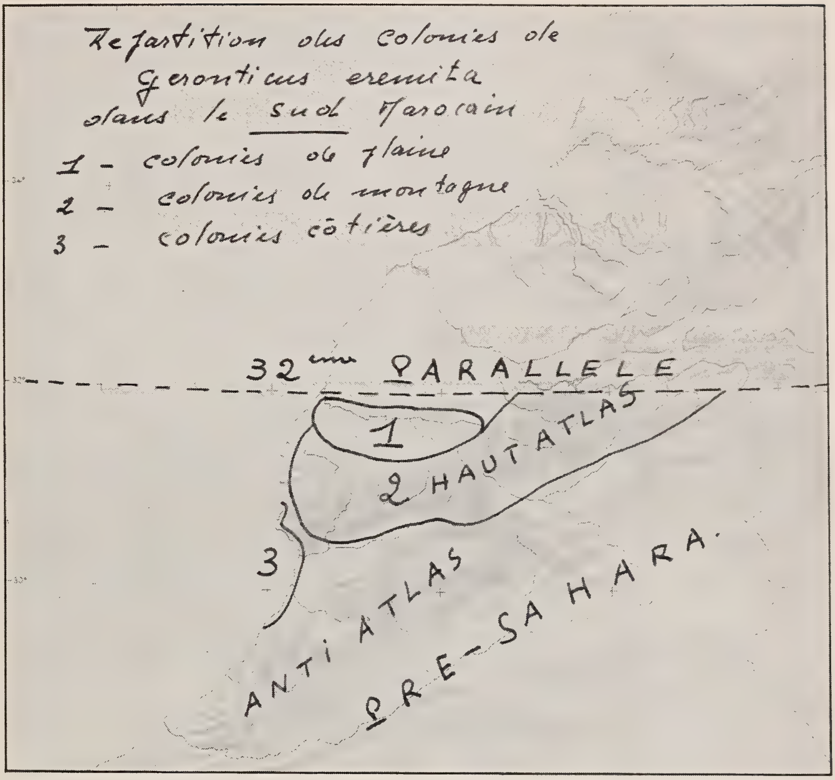
Mais la majorité des autres espèces adoptent des attitudes plus éclectiques, soit en demeurant sur place sans nicher, soit en reculant progressivement selon l'extension de l'influence désséchante du désert.

III. Comportement de *G. eremita* devant la sécheresse

D'autres espèces ont une aire de répartition tangentielle aux zones désertiques, c'est le cas entre autres de *Geronticus eremita* qui ne dépasse pas l'isohyète 200.

Après avoir vécu en Europe, il y a quelques siècles, cette espèce, en voie de disparition, se trouve actuellement acculée dans ses derniers retranchements. Il ne semble pas que la population mondiale de l'Ibis chauve dépasse mille individus et son aire de nidification se trouve de nos jours curieusement scindée entre le proche Orient et le Nord Ouest de l'Afrique. Cette situation est d'autant plus critique que ces derniers refuges se trouvent justement situées en zone aride susceptible de subir tous les excès du climat désertique.

Le comportement de G. e. à la sécheresse nous semble donc particulièrement intéressant dans le sud du Maroc, proche du Sahara. Dans cette région, les colonies d'Ibis chauve se répartissent en trois zones distinctes: La côte,


Repartition des Colonies de
Geronticus eremita
dans le sud Marocain
1 - colonies de plaine
2 - colonies de montagne
3 - colonies côtières
32ème PARALLELE
1
2 HAUT ATLAS
3
ANTI ATLAS
PRE-SAHARA.

Übersicht über die Verteilung der Brutplätze des Waldrapps im südlichen und südwestlichen Marokko: 1) in der Ebene, 2) im Gebirgsland und 3) an der Atlantikküste.

la montagne et la plaine. Pendant les années de 1971 et 1972, où les pluies avaient été abondantes, nous avions relevé le nombre de nids suivants:
— cinquante nids pour les colonies côtières,
— un peu plus de cent nids pour les colonies de montagne,
— enfin, près de cent nids pour les colonies de plaine.

Le printemps de l'année 1973 ayant été très sec, transformant les zones arides en déserts, nous n'avions pas d'idées précises sur le comportement de *G. e.* devant la sécheresse. Aucune étude n'ayant été faite sur le sujet, durant les mois de février, mars et avril 1973, nous avons plusieurs fois visité les diverses colonies du sud marocain. Surtout le survol par petit avion lent nous a permis d'avoir une excellente vue d'ensemble de ces zones.

Au terme de ces trois mois de prospection, nous pouvons donner les précisions suivantes:

Action de la sécheresse sur la situation des colonies

1. *Les colonies de plaine* sont les plus touchées par la sécheresse.

Celles-ci sont situées au Nord du Haut Atlas, dans la région de Marrakech, sur les falaises de l'oued Tensift et de ses affluents.

Sur les six colonies nicheuses observées, deux seulement sont occupées cette année. L'une présente le même nombre de nids que les années précédentes, dans l'autre, le nombre des nids a augmenté de cinq.

Cette dernière colonie, située à trente kilomètres du piémont nord du Haut Atlas, est entourée de zones irriguées par canaux permettant les cultures.

La situation des quatres colonies abandonnées est intéressante. Ce sont les plus proches de la mer, à une centaine de kilomètres environ. Inversement les deux colonies occupées sont situées en amont, relativement proches de Marrakech et de la montagne.

Nous avons évalué à trente huit le nombre des nids, répartis entre ces deux colonies et quelques nids isolés. Il y a donc eu une diminution d'une soixantaine de nids dans les colonies de plaine durant le printemps de 1973.

2. *Les colonies côtières* sont toutes situées sur les falaises de grès maritime bordant l'océan Atlantique au sud de la baie d'Imsouance jusqu'à Aglou. Toutes les colonies sont actuellement occupées et le nombre de nids est sensiblement le même que les années précédentes. La sécheresse n'a donc pas eu d'action sur leur nombre. Mais la zone de culture et de steppe utilisable délimite le long de la côte une frange d'environ quatre kilomètres de largeur.

3. *Les colonies de montagne.* Ce sont celles qui semblent le moins souffrir de la sécheresse, protégées par l'altitude et la constance des cultures irriguées par les oueds. Nous n'avons pas observé d'augmentation sensible du nombre des nids.

Ces observations concernant le nombre des nids des diverses colonies nous ont surpris. Nous avions pensé, en effet, que, durant les périodes de sécheresse, un transfert de population était susceptible de se faire entre les colonies de plaine et les colonies, mieux protégées, de la côte ou de la montagne. Nos observations prouvent qu'il n'en est rien. Une seule colonie de plaine, la plus favorisée, a vu grossir son effectif de reproducteur.

Il n'y a donc pas de transfert entre les colonies de plaine, de la montagne et de la côte.

Mais que devient la majorité des reproducteurs et les immatures de ces colonies inoccupées?

La solution du problème nous a été donnée en survolant ces zones arides avec un avion de tourisme. Nous avons ainsi trouvé plusieurs groupes de cinq à vingt individus cherchant leur nourriture dans les steppes et sur les bords marécageux des oueds situés dans un rayon de 50 Km au sud de l'oued Tensift. La population des colonies inoccupées reste donc, malgré la sécheresse, dans la zone qui lui a donné naissance et à laquelle elle reste attachée.

Chaque soir au crépuscule, ces vols errants reviennent sur les falaises de l'oued pour y passer la nuit. Ils en repartent chaque matin une heure environ après l'aube.

La prospection en avion des colonies côtières a confirmé nos constatations faites en plaine. Nous avons, en effet, retrouvé des groupes d'immatures et d'adultes dans un rayon de 10 Km centré sur la falaise d'origine où nichent les reproducteurs. Ainsi, nous pouvons dire actuellement que les colonies de *Geronticus eremita* dans le sud marocain restent fidèles à leur site d'origine même durant les périodes de sécheresse.

Sécheresse et fécondité dans les colonies

Nous ne pouvons donner aucune précision sur les pontes de cette année sèche.

Nous avons toutefois, constaté une majorité de nids avec un seul jeune. Bien qu'il soit actuellement trop tôt pour porter un jugement valable sur le taux de réussite des couvées, il est probable que cette année le taux de fécondité soit extrèmement bas dans les colonies les plus défavorisées.

Conclusion

Les colonies de G. *eremita* dans le sud marocain sont situées en plaine, en montagne et sur la côte atlantique.

Certaines années, l'influence déssèchante du Sahara s'étend jusqu'à la côte et au nord de la barrière du Grand Atlas.

Devant la sécheresse, la majorité des colonies de plaine est inoccupée. La majorité des couples reproducteurs avec les immatures forme des vols errants qui restent fidèles à leurs falaises originelles mais sans y nicher.

Les colonies côtières et surtout montagnardes sont les mieux protégées. Mais, il n'y a pas de transfert de population entre les diverses colonies.

Le taux de fécondité serait extrémement bas dans les colonies les plus défavorisées.

Zusammenfassung

Brutkolonien bzw. Brutplätze des Waldrapps sind im südlichen und südwestlichen Marokko sowohl in der Ebene als auch im Gebirge und an der Atlantikküste zu finden. In manchen Jahren macht sich hier die von der Sahara ausgehende

Trockenheit bis ins Küstengebiet und nördlich der großen Gebirgsbarriere des Hohen Atlas besonders bemerkbar. Auf Grund durchgeführter Untersuchungen (Frühjahr 1973) wird vom Verf. gefolgert:

Erwartungsgemäß leiden die über die Ebenen verteilten Brutplätze am stärksten unter der Trockenheit: entsprechend können die Brutkolonien bzw. die normalerweise besetzten Steilwände hier bis zur Mehrheit unbenutzt bleiben. Die hierhergehörigen Brutpaare sowie zugehörige immature Stücke bilden mehr oder minder unstete Fluggemeinschaften, die ihren Plätzen zwar treu bleiben, aber nicht zur Brut schreiten. Wechselnde hohe Brutausfälle sind die Folge.

Im ganzen besser pflegt es hingegen den im Küstenbereich nistenden Waldrappen und mehr noch jenen in höheren Gebirgen zu ergehen. Gleichwohl scheint ein Populationsaustausch zwischen den verschiedenen Nistplätzen nach bisherigen Feststellungen nicht stattzufinden. Demgemäß ist die Vermehrungsrate in den von der Trockenheit besonders berührten Kolonien u. U. extrem niedrig.

Anschrift des Verfassers: Dr. Paul Robin, Hòpital Avenzoar, Marrakech, Marokko.

Zur Avifauna Bulgariens

Von

STEFAN DONTSCHEV, Sofia

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

In Patevs im Jahre 1950 veröffentlichter Übersicht „Die Vögel Bulgariens" sind 315 Arten angeführt, eine jede mit kurzen Angaben zur Verbreitung, Biologie usw. Inzwischen hat sich diese Zahl durch weitere Erstnachweise auf insgesamt 339 erhöht. In chronologischer Reihenfolge der Feststellung oder der erst nach dem Erscheinen von Patevs Buch erfolgten Veröffentlichungen handelt es sich um folgende Arten: *Phalacrocorax aristotelis* ¹), *Larus genei, Rissa tridactyla, Phalaropus lobatus, Limosa lapponica, Stercorarius pomarinus, Hydroprogne caspia, Locustella fluviatilis, Oenanthe isabellina, Calonectris diomedea, Vanellus spinosus, Hieraaetus fasciatus, Lanius nubicus, Monticola solitarius, Sylvia cantillans, Luscinia svecica, Somateria mollissima, Montifringilla nivalis, Turdus ruficollis atrogularis, Phalaropus fulicarius, Acrocephalus agricola, Calidris canutus, Calandrella rufescens* und *Oenanthe leucura.*

Bei etlichen längst nachgewiesenen Vogelarten verläuft die Nordgrenze ihrer Brutverbreitung durch Bulgarien. Einige von diesen haben sich in den letztvergangenen beiden Jahrzehnten verhältnismäßig rasch nordwärts ausgedehnt, ohne daß dies stets durch den Einfluß submediterraner Florenelemente erklärt werden könnte. Insbesondere bieten sich im bulgarischen Schwarzmeer-Litoral optimale klimatische Bedingungen für ganz oder weitgehend auf Insektennahrung eingestellte thermophile Vogelarten an, von denen hier hervorzuheben sind:

Passer hispaniolensis: Extensive Brutverteilung über ganz Bulgarien. Nördlichste Brutnachweise bei der Ortschaft Durankulak, Bez. Tolbuchin, bei Srebarna, Silistra, beim Dorf Negovantzi, Vidin und im Stadtpark Vidin.

Emberiza melanocephala: Nordwärts verbreitet bis zu einer Linie von der Ortschaft Karlukovo, Tscherven brjag, über die Städte V. Tarnovo — Schumen — Novipazar bis Durankulak, Bez. Tolbuchin, zum Schwarzmeer-Litoral.

---

¹) s. hierzu und bei den folgend genannten Species die Veröffentlichungen von N. Boev, S. Dontschev, Z. Georgiev, T. Mitschev, E. Oundjian, M. Paspaleva-Antonova, I. Peschev und A. Prostov in: Mitt. Zool. Inst. Mus. Bulg. Akad. Wiss. Sofia 1951/70; dazu: Dontschev, Zool. Abh. Dresden 1966, Beitr. Vogelkde 1970; Dontschev & A. Daraktschiev, ibidem 1971; R. Hainard 1962; I. Hanzak, J. Orn. 1962; H. Kumerloeve, ibidem 1962, D. Vogelwelt 1956, Bonn. zool. Beitr. 1957; G. Mountfort & I. J. Ferguson-Lees, Ibis 1961; Oundjian & I. Ivanov, Mitt. Mus. Ruse 1966; D. Robel, J. Orn. 1972; Robel et al., Falke 1972; E. Schwarze, J. Orn. 1969, K. Warnke, Vogelwelt 1971.

Emberiza cirlus: An mehreren Plätzen als Brutvogel nachgewiesen, nordwärts bis zur Stadt Kula, zur Stadt V. Tarnovo und zum Dorf Prissad, Bez. General-Toschevo (Dontschev 1970).

Lanius senator: Nordwärts ebenfalls bis zur Stadt Kula (Dontschev 1970), bei Schumen und am 21. Juni 1967 beim Dorf Durankulak, Bez. Tolbuchin als Brutvogel nachgewiesen.

Ficedula semitorquata: Nachweise zur Brutzeit betreffen das Reservat „Baltata", Bez. Tolbuchin, sowie Gebietsteile bei den Städten Belogradtschik und Teteven.

Hippolais pallida: Im nördlichen Bulgarien wurden Bruten nachgewiesen im Umkreis der Städte Belogradtschik und Berkovitza, beim Dorfe Pissanetz, Bez. Ruse, sowie bei den Ortschaften Prissad und Alekovo, Bez. Tolbuchin.

Hippolais olivetorum: Nördlichster Brutplatz nach derzeitiger Kenntnis im Litoralbereich nördlich des Reservats „Baltata", Bez. Tolbuchin.

Sylvia hortensis: Als nördliche Verbreitungsgrenze ist ungefähr eine Linie vom Dorf Kresna, Bez. Blagoevgrad, und weiter in die Umgebung der Städte Kardjali, Momtschilgrad und Ivailovgrad anzusehen.

Sylvia melanocephala: Eine für das südöstliche Bulgarien typische Grasmücke, die sich nordwärts etwa bis zur Linie Momtschilgrad, Ivailovgrad und zum Flusse Ropotamo erstreckt. Neuerdings konnte die Schwarzkopfgrasmücke auch nordwestwärts bis zur Ortschaft Parvenetz, Bez. Plovdiv, nachgewiesen werden.

Oenanthe hispanica: Nördliche Verbreitungsgrenze, soweit bisher bekannt, annähernd auf der Linie Kula—Belogradtschik—Kunino (Bez. Tscherven brjag)—V. Tarnovo—Varna liegend.

Sitta neumayer: Zerstreut über verschiedene Plätze im Rhodope- und im Pirin-Gebirge verbreitet, z. B. im Gebiet Kresna, bei Blagoevgrad, am Fuße des Pirin, nach Paspaleva-Antonova (1965) auch im Rilagebirge.

Hirundo daurica: Neuerdings hat die Rötelschwalbe ihr Brutareal nordwärts etwa bis in den Sofioter Raum vergrößert (15. Juli 1970), ferner nach Kaleitza, Bez. Trojan, (10. April 1972) und ins Dorf Ivanovo, Bez. Ruse/Donau, wo am 18. Juli 1972 ein Jungvogel beringt werden konnte.

Zusammenfassung

Seit Patevs Übersicht vom Jahre 1950 hat sich die Zahl der in Bulgarien nachgewiesenen Vogelarten von 315 auf 339 erhöht. Die neu hinzugekommenen 24 Arten sind in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt. Außerdem werden für 12 in Bulgarien heimische Species südlicher oder südöstlicher Herkunft neue Informationen über deren Brutarealausdehnung in nördlicher bzw. nordwestlicher Richtung mitgeteilt.

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. Stefan Dontschev, Zool. Institut mit Museum, Boulev. Ruski 1, Ornithologische Zentrale, Sofia, Bulgarien.

Der Sichelstrandläufer in Ungarn

Von

P. BERETZK, A. KEVE und I. STERBETZ, Budapest

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Daß *Calidris ferruginea* im 19. Jahrhundert in der ungarischen Großen Ebene (= Alföld) ein relativ bekannter Vogel war, bezeugt sein volkstümlicher Name „Paprikasneff" (halbmadjarisiert für Schnepfenvogel mit rötlichem Gefieder). Heutzutage würde dieser Name kaum entstanden sein, da die Art inzwischen zur ausgesprochenen Seltenheit geworden ist. Hierzu ist in aller Kürze festzustellen:

Bekanntlich besitzt der Sichelstrandläufer — von Uspenski (1969) als „schönes Beispiel für eine Art mit monozonaler Verbreitung" bezeichnet — ein ziemlich beschränktes Brutgebiet in der ostasiatischen Arktis (von dessen Ausweitung nach Alaska etwa seit 1956/62 hier zunächst abgesehen), dem ein ungemein weites Überwinterungsgebiet (ganz Europa und Afrika, mehr oder minder auch Australien, Neuseeland und Tasmanien, vereinzelt sogar Mittel- und Südamerika) gegenübersteht. Wiederfunde beringter Exemplare belegen Durchzug im Bereich der westeuropäischen Küsten und, wenn auch in geringerem Maße, durch die mittel- und westeuropäischen Länder, anderseits aber auch südostwärts über Weißrußland, die Ukraine, Rumänien usw. zum Schwarzmeer hin. Nicht erstaunlich ist, daß auch Ungarn von dieser Zugbewegung lebhaft berührt wurde, wie viele Feststellungen beweisen, die in diesem Rahmen nicht im einzelnen angeführt werden können. Besonders bevorzugt waren die entlang der Theiß gelegenen Natronsteppen, so daß z. B. Lakatos (1891) schreiben konnte (übertragen aus dem Ungarischen): „Der rote Alkali-Sneff, . . . der erst spät, meist Anfang Mai erscheint, ist eine der häufigsten Arten der Umgebung . . . Auf dem Frühjahrszuge sehr viele, . . . nicht nur auf dem Fehértó, sondern allgemein auf Natronböden bei Szeged . . . Im Herbst sind sie weniger." Auch auf den Natronböden am Neusiedlersee (= Fertö) fehlte die Art keineswegs; sie wurde hier erstmals 1809 von Natterer gesammelt. Besonders im späteren 19. Jahrhundert mehrten sich die Angaben und wurden mit solchen aus dem frühen 20. Jh., z. T. die Slowakei, Siebenbürgen und andere Randgebiete einbeziehend, von Csörgey (1908) bzw. J. Schenk (1909, 1917) zusammengestellt. Langsam, aber zunehmend deutlicher bahnte sich die Wende an, d. h. Feststellungen des Sichelstrandläufers wurden immer seltener: hingewiesen sei auf Angaben von Warga (1923, 1924), J. Nagy (1927), Udvardy (1941, 1960), Zimmermann (1944), Szabo (1957) und Dandl (s. Keve 1969), insbesondere aber auf die Resultate unserer Autorengemeinschaft Beretzk (seit 1935 im Fehértó-Natronbödengebiet bei Szeged) — Keve (seit 1950 am Balaton-See) — Sterbetz (seit 1952 vornehmlich bei Kardoskut, 46° 30', 20° 38', dazu in Pannonien). Hier und bei den weiteren Beobachtungsplätzen Hódmezövásárhely (46° 25', 20° 20') sowie Apaj (47° 08', 19° 10') wurde folgender Ablauf des Frühjahrszuges festgestellt (unter frdl. Mitwirkung der Herren A. Gyéessy, Dr. J. Györy, L. Nagy, Dr. L. Sasvári-Schäfer, E. Schmidt, G. Semadam, L. V. Szabó und T. Weisz):

	Szeged-Fehértó	Kardoskut	Hódmezövásarhely	Apaj
1935:	9. IV.	?	?	?
1937:	4. V. — 6. VI.	?	?	?
1939:	14. V. — 22. VI.	?	?	?
1946:	12. — 19. V.	?	?	?
1948:	18. — 25. V.	?	?	?
1949/51:	—	?	?	?
1952:	—	21. IV. — 3. VI.	28. IV.	?
1953:	—	24. IV. — 13. VI.	—	?
1954:	—	16. V. — 2. VI.	—	?
1955:	—	2. V. — 8. VII.	—	?
1956:	—	8. V.	—	?
1957:	—	1. V.	—	?
1958:	—	20. IV. — 8. VI.	—	?
1959:	—	2. V.	—	19. IV.
1960:	—	7. V.	—	—
1961:	—	9. IV.	—	—
1962:	—	31. V.	30. IV.	—
1966:	—	15. — 21. V.	—	—
1968:	—	15. IV.	—	—
1971:	—	20. IV.	—	?

Einige wenige sonstige Daten vermögen nicht, die Feststellung zu erschüttern, daß es seit 1949 bei Szeged-Fehértó offenbar keinen Durchzug gegeben hat, und das, obwohl die Natronsteppe erst im Jahre 1952 zugunsten von Fischteichen verschwinden mußte. Von den weiter östlich gelegenen Salzlacken bei Kardoskut und Kakasszék abgesehen, weisen auch die beiden anderen Plätze kaum Durchzug auf, und an den beiden Salzlacken erschienen weit weniger Durchzügler, als man nach dem Ausfall von Fehértó vielleicht hätte erwarten können. Hierauf weisen z. B. folgende Angaben hin:

Szeged-Fehértó:

1937: 14. V.: 2; 16. V.: 60—70; 27. V.: 60—70; 2. VI.: 30—40; 3. VI.: 15—20; 6. VI.: 12—15 Stück.

1939: 14. V.: 350—400; 18. VI.: 55—60; 22. VI.: 25—30 Stück.

Kardoskut und Kakasszék:

1952: 21. IV.: 12; 6. V.: 18 (Übergangskleid); 14. V.: 31 (Prachtkleid); 3. VI.: 54 Stück.

1953: 24. IV.: 2 (grau); 6. V.: 12 (Übergangskleid); 4. VI.: 8 (und spätere in Prachtkleid); 12. VI.: 28; 13. VI.: 2 Stück.

Die erwähnte Reduktion der Natronböden (die etwa seit 1960 zu einer zunehmenden Verschilfung geführt hat) scheint kaum den allgemeinen Rückgang der Durchzugsintensität (Märzdaten wie aus dem 19. Jh. bekannt, sind offenbar völlig weggefallen) erklären zu können, der westlich der Donau nahezu zum Ausfall des Frühjahrszuges geführt hat. Soweit aber jener noch existent, ist ihm zunehmend — zumal auch Übersommerer nicht fehlen — der bereits Mitte Juli beginnende Herbstzug nahegerückt, was mehr oder minder zur Verwischung der Grenzen führen kann. Eine beachtliche Anzahl von Julidaten liegen vor, und auch in einer Zusammenstellung über den Herbstzug an den bereits bei der Betrachtung des Frühjahrszuges genannten Örtlichkeiten treten solche auf:

	Szeged-Fehértó	Kardoskut	Apaj
	47° 15' / 20° 10'	46° 30' / 20° 38'	
1935:	28. VIII. — 20. X.	?	?
1936:	2. VIII. — 5. X.	?	?
1937:	20. VIII. — 23. IX.	?	?
1938:	11. IX.	?	?
1939:	15. VIII. — 2. IX.	?	?
1940:	18. VIII. — 11. X.	?	?
1941:	20. VIII. — 21. IX.	?	?
1942:	16. VIII.	?	?
1943:	20. VIII.	?	?
1944:	15. VIII.	?	?
1946:	25. VIII. — 1. IX.	?	?
1947:	25. VIII. — 6. IX.	?	?
1948:	15. VIII. — 12. IX.	?	?
1949:	30. VII. — 7. VIII.	?	?
1950:	6. VIII. — 8. IX.	?	?
1951:	5. VIII. — 9. IX.	?	?
1952:	27. VII. — 21. IX.	21. VIII. — 24. IX.	?
1953:	23. VIII. — 20. IX.	3. — 20. IX.	?
1954:	2. VIII. — 4. IX.	20. VIII. — 22. IX.	?
1955:	14. — 28. VIII.	13. — 24. IX.	?
1956:	20. VIII. — 16. IX.	1. IX.	?
1957:	22. IX.	8. IX.	?
1958:	14. IX.	—	7. — 14. IX.
1959:	16. VIII. — 20. IX.	—	20. — 22. IX.
1960:	29. VIII. — 17. IX.	—	11. — 13. IX.
1962:	16. — 26. VIII.	—	—
1963:	10. VIII.	29. VIII. — 8. IX.	28. VII.
1965:	8. — 20. VIII.	—	?
1966:	17. VII. — 4. IX.	6. IX.	?
1967:	6. VIII.	—	?
1969:	31. VIII. — 7. IX.	20. VIII. — 14. IX.	?
1970:	—	21. VIII.	?

Über eine ungleich geringere Zeitspanne erstreckt sich der Herbstdurchzug im westlichen Ungarn/Pannonien (westwärts der Donau):

	Sárszentágota	Velence	Balatonberény
	46° 58' / 18° 33'	47° 14' / 18° 38'	46° 43' / 17° 19'
1950:	?	?	20. IX.
1952:	?	5. VIII. — 3. X.	24. — 26. IX.
1953:	?	14. — 21. IX.	27. IX.
1956:	?	—	24. VIII.
1957:	15. IX.	22. IX.	—
1959:	23. — 30. VIII.	—	—
1961:	3. — 11. IX.	—	—
1963:	8. IX.	?	3. — 13. IX.
1964:	6. IX.	?	

Bisweilen war allerdings das Einfallen der Sichelstrandläufer durch fortgeschrittene Verschilfung unmöglich geworden: z. B. am Balatonsee (Keve, Sterbetz) und am Velencersee (Szabó).

Zahlenmäßig ergab sich an den beiden ostungarischen Beobachtungsplätzen Szeged-Fehértó und Kardoskut (nach Beretzk und Sterbetz):

Szeged-Fehértó:

1935: 28. VIII.: 150—200; 13. IX.: 250—300; 29. IX.: 25—30; 20. X.: 15 Stück.

1936: 2. VIII.: 400; 5. X.: 15 Stück.

1937: 20. VIII.: 150—200; 29. VIII.: 350—400; 5. IX.: 50—60; 12. IX.: 250—300; 18. IX.: 40—50; 23. IX.: 12—15 Stück.

1946: 25. VIII.: 300—350; 1. IX.: 250—300 Stück.

1952: 27. VII.: 55—60; 20. VIII.: 350—400; 28. VIII.: 300—400; 31. VIII.: 25—30, 7. IX.: 80—90; 14. IX.: 30—40; 21. IX.: 30—40 Stück.

1953: 23. VIII.: 45—50; 30. VIII.: 50—60; 6. IX.: 30—35; 20. IX.: 15—20 Stück.

Kardoskut:

1952: 21. VIII.: 112; 23. VIII.: 14; 10. IX.: 148; 21. IX.: 132; 24. IX.: 49 Stück.

1953: 14. IX.: 113; 20. IX.: 12 Stück.

Zur Dürrezeit im Spätsommer fordert eine Pasteurellose gelegentlich erhebliche Opfer unter durchziehenden Limicolen, darunter auch von Sichelstrandläufern (Beretzk), zumal diese sich meist in gemischten Flügen, besonders mit *C. alpina*, bewegen. Im April beobachtete Exemplare trugen meist das Ruhekleid, solche vom Mai/Juni und mehr oder minder auch Juli das Hochzeitsgefieder; doch macht sich bereits im frühen Juli das Schlichtkleid bemerkbar, und im August verhält sich die Zahl der Individuen im Schlichtkleid zu der im Prachtgefieder wie 7 : 9.

Insgesamt läßt sich zum Durchzug der Art in Ungarn feststellen:

Im 19. Jh. kam sie sowohl im Herbst als auch im Frühjahr in bedeutender Anzahl durch, vornehmlich östlich der Donau, hingegen westwärts der

Donau nur auf den Natronböden des Neusiedlersee-Gebietes als auffällige Erscheinung. Etwa ab 1909 bis in die frühen 1930er Jahre bleibt es bei gelegentlichen Feststellungen und Publikationen. Von 1935 bis 1953 ergeben regelmäßige Beobachtungen ein klares Bild über den noch durchaus spektakulären Herbst- und mehr oder minder auch Frühjahrsdurchzug. Ab 1948 versiegte letzterer ziemlich und etwa ab 1954 ist der gesamte Durchzug immer mehr zurückgegangen. Zweifellos ist das neuerliche Ausbleiben der Art örtlich durch Änderungen in der überkommenen Landschaftsstruktur (Eingriffe des Menschen in Form von Trockenlegungsmaßnahmen, technischen Bauten, Einrichtung von Fischteichen, steigender Besiedlung, Verschilfung von Seeufern usw.) bedingt bzw. beeinflußt; ob dieser Strukturwandel aber ausreichend den Gesamtrückgang des *C.-ferruginea*-Durchzugs in Ungarn und seinen Nachbargebieten zu erklären vermag, scheint sehr zweifelhaft. Vielleicht handelt es sich um Verschiebungen im weiten arteigenen Winterquartier, Verschiebungen, die möglicherweise mit jener Ausweitung des Brutgebietes etwa seit 1956/62 nach Alaska (vgl. Holmes & Pitelka 1964) in ursächlicher Verbindung stehen könnten, auf die wir bereits eingangs hinwiesen. Über Ungarn hinaus wird deshalb dem Sichelstrandläufer-Durchzug in allen Teilen Europas, aber z. B. auch in Südwest-Asien, Afrika usw. erhöhte Aufmerksamkeit zu widmen sein!

Literatur

Beretzk, P. (1938): Die Vogelwelt des Fehérsee bei Szeged.— Kócsag, IX—XI, 1936—38, p. 32—42.

— (1950): The Avifauna of the Fehértó near the Town Szeged. — Aquila, LI—LIV, 1944—47, p. 51—80.

— (19555): Epidemic desease of wild birds on Lake Fehértó near Szegeld. — Aquila, LIX—LXII, 1952—55, p. 422—425 & 468—469.

Csörgey, T. (1908, 1911): Sammlungen. — Aquila, XV, p. 346—349. XVIII, p. 423—425.

Holmes, R. T., and F. A. Pitelka (1964): Breeding behaviour and taxonomic relationships of the Curlew Sandpiper. — Auk, 81, p. 362—379.

Keve, A. (1969): Das Vogelleben der Mittleren Donau. — Studia Biol. Hung., No. 7, pp. 128.

— (1970): Über die Limikolen der Umgebung des Balaton-Sees. — Beitr. Vogelk., 16, p. 219—231.

Keve, A., I. Pátkai, M. Udvardy und A. Vertse (1947): Bericht der ornithologischen Balaton-Forschung in den Jahren 1942 und 1943. — Arch. Biol. Hung., 17, p. 51—60.

Keve, A., und M. Vasvári (1942): Synchrone Ornithologische Beobachtungen an den Gewässern Pannoniens im Herbst 1941. — M. Biol. Kut. Munk., XIV, p. 132—146.

Lakatos, K. (1891): Vadászati és madarászati emlékeimböl. — Szeged, pp. 315.

Schenk, J. (1909): Der Vogelzug in Ungarn. — Aquila, XVI, p. 1—128.

— (1917): Aves. In: Fauna Regni Hungariae. — Budapest, pp. 114.

Sterbetz, I. (1959): The birds of the sodaic areas in the surroundings of Hódmezövásárhely. — Aquila, LXV, 1958, p. 189—208.

Szabó, L. V. (1957): Visits of shore-birds on the shores of Lake Velence. — Aquila, LXIII—LXIV, 1956—57, p. 280—281 und 339—340.

Udvardy, M. (1941): Die Vogelwelt der Puszta Hortobágy. — Tisia, V, p. 92 bis 169.

— (1960): Supplement to the birds fauna of the Hortobágy. — Aquila, LXVI, 1959, p. 217—223.

Uspenski, S. M. (1969): Die Strandläufer Eurasiens. — Neue Brehm-Büch., No. 420, pp. 78.

Warga, K. (1923/24): Vogelzugsdaten aus Ungarn. — Aquila, XXIX, p. 91—131 und XXX—XXXI, p. 179—237.

Zimmermann, R. (1944): Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt des Neusiedler Seengebiets. — Wien, pp. 272.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. P. Beretzk, Móra Ferenc Museum, Szeged, Ungarn; Dr. A. Keve und Dr. I. Sterbetz, Madártani Intézet, Budapest XII, Költo u. 21—23, Ungarn.

590.543
B71

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SMITHSONIAN
MAY 31 1974
LIBRARIES

SCHRIFTLEITUNG:

Prof. Dr. GÜNTHER NIETHAMMER

Heft 4 · 24. Jahrgang · 1973

BONN 1973

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
Heft 4 24/1973

Ausgegeben im Februar 1974

Die Zeitschrift „Bonner Zoologische Beiträge" ist der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet. Hierbei werden mit Rücksicht auf die Ziele und die Sammlungen des Museums bevorzugt Arbeiten aus der Wirbeltier- und Insektenkunde veröffentlicht.

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich (4 Hefte = 1 Jahrgang) zum Preise von 9,— DM je Heft bzw. 36,— DM je Jahrgang (einschl. Porto). Mitarbeiter erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet. Weitere Sonderdrucke können gegen Erstattung der Druckkosten bezogen werden.

Diese betragen bei Vorausbestellung für weitere:

25 Sonderdrucke bis 10 S. 1,50 DM je Exempl.; bis 20 S. 2,05 DM; bis 30 S. 2,45 DM
50 Sonderdrucke bis 10 S. 1,00 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,25 DM; bis 30 S. 1,60 DM
75 Sonderdrucke bis 10 S. 0,85 DM je Exempl.; bis 20 S. 1,00 DM; bis 30 S. 1,20 DM

Manuskripte und Bestellungen werden an die Schriftleitung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164, Museum Koenig, erbeten.

Inhalt von Jahrgang 24, Heft 4, 1973

Seite

LÜLING, K.-H., 60 Jahre 331

ROER, H.: Über die Ursachen hoher Jugendmortalität beim Mausohr, *Myotis myotis* (Chiroptera Mamm.) 332

SCHAEFER, H.: Zur Faunengeschichte der Fledermäuse in der Hohen Tatra 342

EISENTRAUT, M.: Mammalogische Notizen aus Kamerun 355

NIETHAMMER, J.: Wurfgrößen griechischer Wühlmäuse (Microtinae) 361

OLERT, J.: Schädelmessungen an rheinischen Wald- und Schabrackenspitzmäusen 366

RHEINWALD, G.: Die Flügellänge der Mehlschwalbe: Altersabhängigkeit, Geschlechtsunterschied und Vergleich zweier Populationen 734

SIEGFRIED, W. R., and P. G. H. FROST: Body Temperature of the Lammergeier *Gypaetus barbatus* (Aves: Accipitridae) 387

BÖHME, W.: Erstnachweis zweier Eidechsengattungen für die Türkei 394

KLOCKENHOFF, H.: Zur Taxonomie einiger auf Rabenvögeln lebender Federlinge der Gattung *Myrsidea* (Mallophaga) 399

Buchbesprechungen 417

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 4 Jahrgang 24 1973

Am 18. 11. 1973 vollendete

Dr. Karl-Heinz Lüling

sein 60. Lebensjahr.

Auf der Cordillera Azul (Juni 1966) neben *Helicornia*-Blüte, die ihrer Farbe wegen in Bolivien „Bandera de Bolivia" (Flagge von Bolivien) genannt wird

1954 als Leiter der neugegründeten Ichthyologischen Abteilung ans Museum Koenig berufen, hat er sich um den Aufbau einer Fischsammlung bemüht und selbst reiches Material aus Peru mitgebracht, wohin ihn mehrere Forschungsreisen geführt hatten, so daß heute die Fische Westamazoniens in keinem anderen Museum außer in Philadelphia (Catherwood Collection) so gut vertreten sind wie in Bonn. In zahlreichen Veröffentlichungen, auch in dieser Zeitschrift, hat Karl-Heinz Lüling die Ergebnisse seiner Reisen nach Südamerika bekanntgegeben. Sein besonderes Interesse galt dem amazonischen Riesenfisch Arapaima gigas und den Lungenfischen, die er mit vielen anderen Arten zu weiteren Untersuchungen auch im Aquarium gehalten hat.

Kollegen und Mitarbeiter wünschen dem Jubilar und passionierten Jünger der Fisch- und Aquarienkunde noch viele Jahre uneingeschränkter Schaffenskraft und Freude an ichthyologischer Forschung.

Über die Ursachen hoher Jugendmortalität beim Mausohr, *Myotis myotis* (Chiroptera, Mamm.) [1]

Von

HUBERT ROER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig Bonn

Einleitung

Untersuchungen zur Populationsentwicklung der europäischen und nordamerikanischen Chiropteren lassen erkennen, daß ein hoher Prozentsatz des Jungennachwuchses das geschlechtsreife Alter nicht erreicht. Nach Novick (1969) sollen bei vielen Fledermauspopulationen wahrscheinlich mehr als 50%ige Ausfälle zu verzeichnen sein. Über die Ursachen dieser hohen Jugendmortalität ist wenig bekannt. Davis & Hitchcock (1965), die für *Myotis lucifugus* in New England im ersten Lebensjahr starke Verluste nachweisen konnten, vermuten, daß die Jungtiere nicht so viel Fett zur Überwinterung speichern wie adulte und daher geringere Überlebenschancen haben.

Im folgenden Beitrag werden die kausalen Zusammenhänge erhöhter Jungensterblichkeit bei *Myotis myotis* erörtert. 1961 waren in verschiedenen Teilen Mitteleuropas zum Teil hohe Jungenverluste in Mausohr-Wochenstuben festgestellt worden (Roer 1962, Zimmermann 1962). 10 Jahre später kam es erneut zu einem Massensterben unter den heranwachsenden Mausohren, so daß nunmehr weitere, den Fortbestand der mitteleuropäischen Populationen betreffende Unterlagen vorgelegt werden können. [2]

Untersuchungsgebiet und Methode

Die Untersuchungen beziehen sich im wesentlichen auf eine im Bereich der mittleren Ahr ansässige und auf 3 Einzelquartiere verteilte Wochenstubengesellschaft des Rheinlandes. Als Tages- und Jungenaufzuchtstätte bevorzugen diese Mausohren temperaturbegünstigte Hangplätze in schiefergedeckten Dachböden. Nördlich dieses Kontrollgebietes sind uns nur noch wenige, ausschließlich individuenarme Brutkolonien bekannt, und aus dem angrenzenden Niederrheingebiet kennen wir keine besetzten Wochenstubenquartiere mehr. Demgegenüber nimmt die Zahl kopfstarker Sommerkolonien zur südlichen Eifel hin erheblich zu. Während z. B. eine im Weinbaugebiet der südlichen Eifel ansässige Mausohrkolonie 1971 aus maximal 500 Individuen bestand, waren es an einem Hangplatz der nördlichen Eifel 1970 zusammen nur 45 adulte und juvenile Tiere. Diese innerhalb der Eifel von Süden nach Norden abnehmende Populationsdichte dürfte weniger nahrungsökologisch als vielmehr klimatisch bedingt sein. Die nördliche Arealgrenze von *Myotis myotis* verläuft nämlich von Mittelholland aus nordostwärts bis zur Ostseeinsel Fehmarn und geht dann der Oder südostwärts folgend in den südpolnischen Raum über. Die hier in unserem Beitrag untersuchte Mausohrgesellschaft gehört somit der Grenzpopulation an.

---

[1] Herrn Dr. K. H. Lüling zum 60. Geburtstag gewidmet

[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Landschaftsverbandes Rheinland, Köln

Wiederfunden beringter ♀ zufolge stehen die Insassen der 3 Kolonien untereinander insofern in Verbindung, als trächtige ♀ vor allem im Frühjahr zeitweise zu Nachbarhangplätzen überwechseln und hier gelegentlich auch ihr Junges aufziehen. Die Mehrzahl der Mütter bleibt jedoch dem

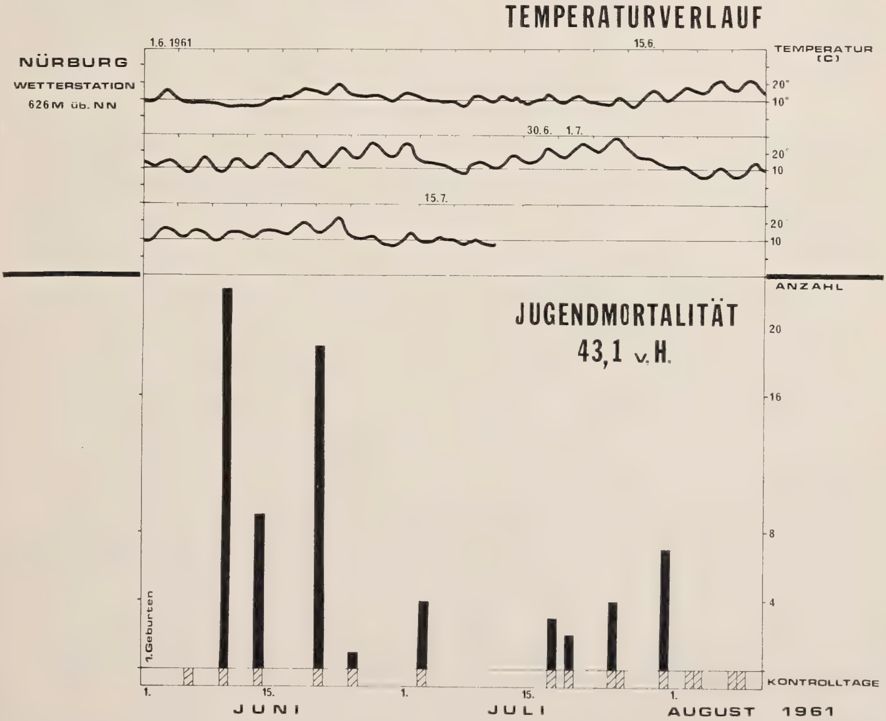


Abb. 1: Täglicher Verlauf der Außentemperatur der Wetterstation Nürburg/Eifel und Jugendmortalität im Jahre 1961.

angestammten Wochenstubenquartier treu (Roer 1968). Permanente Ansiedlung von hier geborenen Tieren in außerhalb des Rheinlandes gelegenen Sommerquartieren konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Auf Störungen in ihren Wochenstuben reagieren aktive Mütter mit kleinen Jungen durch Abflug, wobei sie ihr am Körper angeklammertes Junges mitführen; zu einer Aufgabe des Quartiers kommt es dabei aber nur nach groben Belästigungen. Zur Vermeidung jeglicher Störung habe ich daher Auszählungen soweit möglich bei kühler Witterung und außerdem in den Vormittagstunden durchgeführt, da die Tiere dann gewöhnlich mehr oder minder inaktiv sind und ihre Hangplätze nicht ohne weiteres verlassen können. Demgegenüber läßt sich die genaue Anzahl der Nachkommen ohne Schwierigkeiten in den frühen Nachtstunden ermitteln, da die Jungen von ihren Müttern vor Beginn des abendlichen Ausfluges gemeinsam abgesetzt werden (Roer 1968, Krátký 1971). Die jährlichen Kontrollen erstreckten sich über einen Zeitraum von etwa 4 Monaten (Mai bis August), in deren

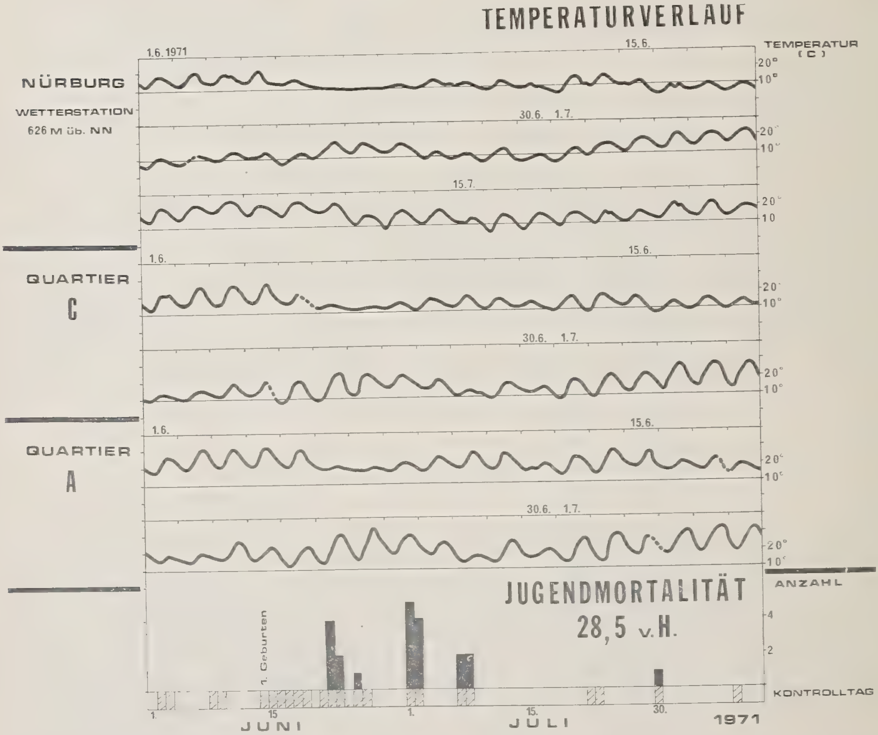


Abb. 2: Täglicher Verlauf der Außentemperatur der Wetterstation Nürburg/Eifel, der Dachbodentemperatur in den Wochenstuben C und A und Jugendmortalität im Jahre 1971.

Verlauf in manchen Jahren 10 und mehr Begehungen pro Quartier notwendig waren. Neben der quantitativen Erfassung der Wochenstubeninsassen wurden die Dachböden regelmäßig auf am Boden liegende oder an Balken angeklammerte verendete Tiere abgesucht.

Die Wochenstuben-Gesellschaften setzen sich beim Mausohr aus den Muttertieren mit ihren Jungen und den noch nicht geschlechtsreifen (vorjährigen) ♀ zusammen. Letztere halten sich allerdings in wechselnder Anzahl während der Jungenaufzucht im Verband auf. Nicht geduldet werden demgegenüber adulte ♂ in diesen Quartieren. Allenfalls trifft man Einzelstücke hier an, die jedoch abseits von den Pulks hängen. Aus diesem Grunde wurden solitär hängende Mausohren nicht in die Kontrollen einbezogen. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß Mausohren nur ein Junges im Jahr aufziehen und daß sich die Jungenaufzucht über einen Zeitraum von 6—7 Wochen erstreckt. Der Geburtstermin fällt in die Zeit von Ende Mai bis Mitte Juni (ausnahmsweise bis Ende Juni). Diese erheblichen Schwankungen des Geburtstermins erklären sich vor allem aus dem von Jahr zu Jahr wechselnden Frühjahrseinzug, der die Rückkehr des Gros der ♀ aus den Überwinterungsquartieren bestimmt, dann aber auch aus dem Mikroklima an den Wochenstubenhangplätzen (vgl. Abb. 2).

Jugendmortalität

Einen Überblick über die jährlichen Jungenausfälle in den Wochenstuben vermittelt Tabelle 1. Bemerkenswert sind zunächst die starken Schwankungen: 43,1%iger Mortalität im Jahre 1961 stehen Verluste von nur 2,2 %

Tab. 1: Bestandsdichte und Jugendmortalität des Mausohrs *(Myotis myotis)* in 3 rheinischen Wochenstubenquartieren während der 11jährigen Kontrollzeit.

Jahr	ad.	juv.	Jugendmortalität	
			Anzahl	%
1961	210	183	79	*43,1*
1962	205	156	15	*9,6*
1963	145	105	17	*16,1*
1964	165	135	3	*2,2*
1965	180	148	14	*9,4*
1966	175	168	20	*11,9*
1967	140	132	12	*9,0*
1968	135	105	18	*17,1*
1969	135	109	11	*10,0*
1970	105	91	21	*23,0*
1971	108	70	20	*28,5*

im Jahr 1964 gegenüber. Der Geburtsjahrgang 1971 steht mit 28,5 % an zweiter Stelle unter den verlustreichen Jahren. Die hohe Jungensterblichkeit 1961 und 1971 war jedoch nicht auf unser Kontrollgebiet beschränkt, sie konnte auch für andere Gebiete des mittleren Westdeutschlands und darüber hinaus nachgewiesen werden. 1961 wurde bis zu 50%ige Mortalität aus Thüringen von Zimmermann (1962) gemeldet. Ebenso wies Bühler für Württemberg erhebliche Jungenverluste nach (Roer 1962). 1971 zählte Schliephake (1971) in einer aus 120—130 Alttieren bestehenden Kolonie bei Wetzlar am 19. Juli 109 tote Junge; nur 20 hatten überlebt. Im Gesamtgebiet der Eifel, im Mittelrheingebiet sowie in Luxemburg von mir während des Sommers 1971 durchgeführte Wochenstubenkontrollen ergaben weitere, zum Teil hohe Jungenausfälle beim Mausohr. Dazu einige Beispiele:

27. Juni: In einer aus ca. 80 ♀ ad. bestehenden Kolonie der südlichen Eifel 25 verendete kleine Junge unter den Hangplätzen festgestellt.

17. Juli: In einer 130 Mausohren starken luxemburgischen Kolonie 57 im Alter von maximal 2 Wochen verendete Mausohren eingetragen.

31. Juli: In einem von ca. 500 Mausohren (ad. und juv.) besiedelten Dachboden der südlichen Eifel 122 tote Jungtiere nachgewiesen. Das Gros dieser Jungen war ebenfalls im Alter von ca. 2 Wochen verendet.

Zur Ermittlung des genauen Zeitpunktes der Ausfälle wurden einige Quartiere während anhaltender Schlechtwetterperioden wiederholt kontrolliert. Die Befunde aus den beiden Jahren mit den höchsten Verlusten sind in den Abb. 1 und 2 zusammengefaßt. 1961 verteilten sich die Totfunde über die Monate Juni und Juli, wobei die ersten Entwicklungsstadien von *Myotis myotis* besonders stark betroffen waren; 1971 waren es fast ausschließlich Neugeborene und kleine Junge. Nach dem 8. Juli 1971 fand ich nur noch ein verendetes Jungtier.

Wie ich in einer früheren Arbeit nachwies, hatte die für mitteleuropäische Verhältnisse ungewöhnlich naßkalte Witterung im Juni-Juli 1961 hohe Verluste unter den Mausohrnachkommen im Rheinland gefordert (Roer 1962). Die damals zur Verfügung stehenden geringen zahlenmäßigen Unterlagen lassen sich nunmehr durch weitere aus dem Jahre 1971 ergänzen. In den Abb. 1—3 habe ich den Temperaturverlauf der im Einzugsbereich dieser Subpopulation gelegenen amtlichen Wetterstation des Deutschen Wetterdienstes Nürburg (626 m über NN) für den Zeitraum von Anfang Juni bis gegen Mitte Juli aus 3 Kontrolljahren dargestellt und zusätzlich die Temperaturkurven von 2 dieser Wochenstubenquartiere (A und C) für die Jahre 1964 und 1971 aufgeführt. Der Temperaturverlauf des Jahres 1964 wurde herangezogen, weil dieser *Myotis*-Geburtsjahrgang mit einer Mortalität von 2,2 % die geringsten Ausfälle während der 11jährigen Kontrollzeit aufweist. Offenbar war die Witterung den Mausohren besonders zuträglich. Die ersten Jungen wurden 1964 bereits am 4. Juni nachgewiesen. Dem Temperaturverlauf in Nürburg zufolge fiel die etwa zweiwöchige

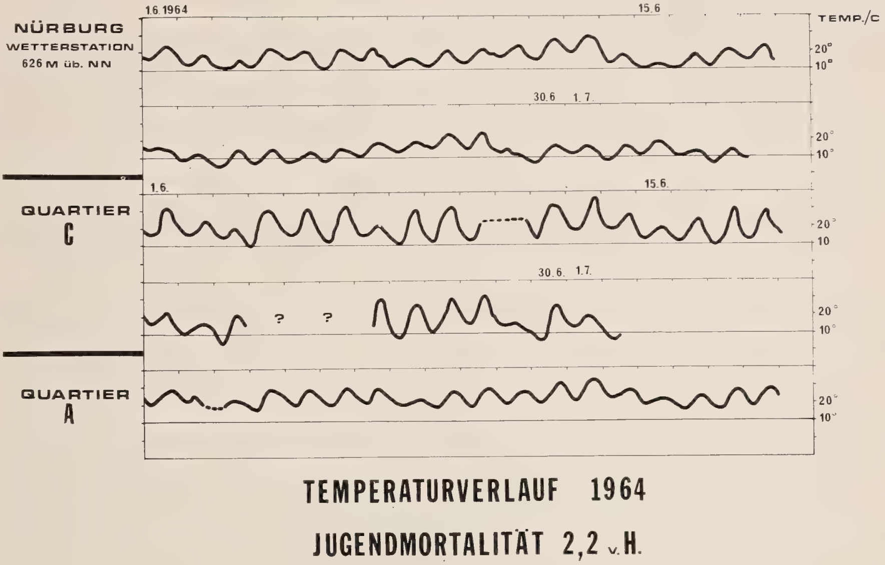


Abb. 3: Täglicher Verlauf der Außentemperatur der Wetterstation Nürburg/Eifel und der Dachbodentemperatur in den Wochenstubenqartieren C und A im Jahre 1964.

Geburtsperiode in eine Zeit milder Witterung, während der im Quartier C maximal 38° C registriert wurden und die nächtlichen Temperaturen nicht unter 10° absanken. Noch ausgeglichener waren die Temperaturen im Quartier A, wo die Tagesschwankungen im Bereich von 16—34° lagen. Die im Vergleich zum Hangplatz C höheren Meßwerte erklären sich aus dem Vorhandensein eines wärmespendenden Kamins im Bereich dieses Mausohrhangplatzes sowie bewohnter Räume unter dieser Dachkammer.

1961 und 1971 waren die Temperaturverhältnisse während der Geburtsperiode sowohl im Freien als auch in den Wochenstubenquartieren wesentlich ungünstiger. Die nächtlichen Werte unterschritten sogar zeitweise die 10°-Grenze beträchtlich. In beiden Jahren fielen hohe Jungenverluste zeitlich mit Kaltlufteinbrüchen zusammen.

In meinem ersten Beitrag zur Jugendmortalität von *Myotis myotis* hatte ich auf eine bemerkenswerte Beobachtung aufmerksam gemacht, die sich während des Kälteeinbruches am 14. Juni 1961 ergab. An diesem Tag hatten die Muttertiere mit nur einer Ausnahme ihre kleinen Jungen verlassen und sich einige Meter entfernt zu einem Pulk zusammengeschlossen (soziale Thermoregulation). Im Juni 1971 bot sich mir erneut Gelegenheit, Mausohrmütter unter extremen Temperaturverhältnissen zu beobachten. Im Quartier C waren die ersten Jungen am 14. Juni geboren worden. Einen Tag später kam es zu einem kräftigen Kaltlufteinbruch, in dessen Verlauf die Raumtemperatur zwischen dem 16. und 20. wiederholt bis auf 8° C sank; auch tagsüber stieg sie nicht über 17° an (vgl. Abb. 2). Am 18. Juni traf ich gegen 21.30 Uhr 5 Neugeborene allein im Dachfirst an. Bei meiner Annäherung stießen die Jungen Verlassenheitsrufe aus, bewegten sich im übrigen aber kaum. Am folgenden Morgen hing noch ein Muttertier bei seinem Jungen in diesem Pulk, die übrigen ♀ waren nicht heimgekehrt. Auch in der folgenden Nacht blieben die 4 Mütter ihren Jungen fern. Die Jungen mußten somit auch am 20. 6. ohne Nahrung aushalten. Mit allmählich ansteigenden Außentemperaturen kehrte ein Teil der Alttiere am 21. 6. ins Quartier zurück, und am 22. 6. hatte die Kolonie ihre Bestandsstärke vom 14. 6. (28 ad.) zurückerlangt. An diesem Tag waren jedoch die 4 kleinen Jungen bereits zu Boden gefallen und verendet. In einer zweiten, in der mittleren Eifel ansässigen Kolonie sind diesem Kälteeinbruch 25 von insgesamt 26 vor dem Temperaturrückgang geborenen Jungen zum Opfer gefallen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß im Quartier A unseres Kontrollgebietes während dieses Kälteeinbruches nur ein Jungtier ausgefallen ist, obwohl am 15. 6. nachweislich 16 kleine Jungtiere anwesend waren. Ein Vergleich der Raumtemperaturen in den beiden Quartieren A und C zeigt uns, daß die Mausohren des Hangplatzes A während der Kälteperiode günstigeren mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt waren. Die Temperaturen erreichten die für *Myotis myotis* kritische Grenze von 10—8° C nicht.

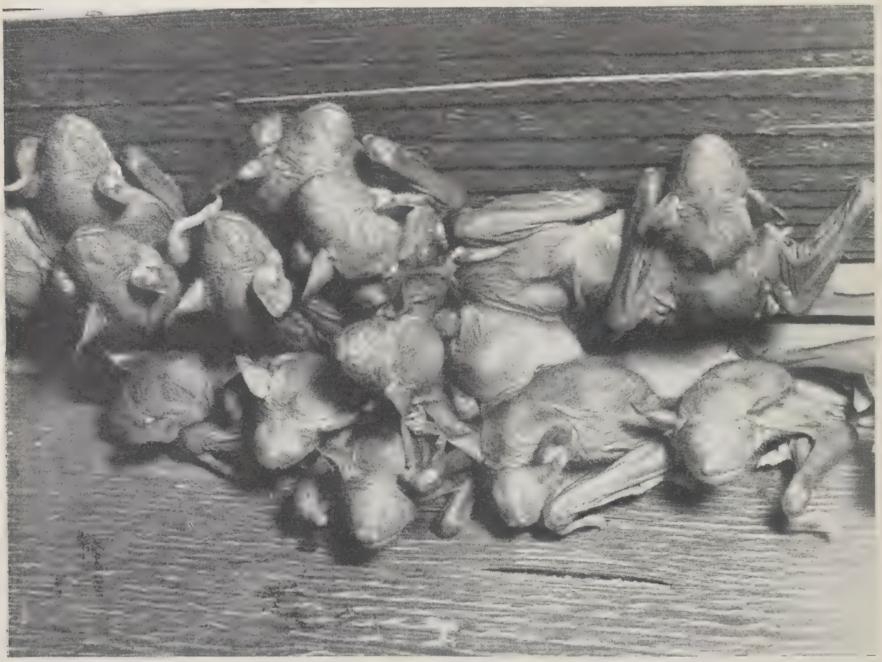


Abb. 4: Da die Mausohrmütter ihre Jungen während des nächtlichen Jagdfluges in den Wochenstuben zurücklassen, ist eine zahlenmäßige Erfassung des Jungennachwuchses auch in kopfstarken Kolonien möglich. (Phot. Roer)

Diskussion

Aus den vorliegenden Befunden lassen sich einige bemerkenswerte Resultate ableiten. Mit hohen Geburten- und Jungenausfällen muß beim Mausohr gerechnet werden, wenn die Geburtsperiode in eine für die Jahreszeit zu kühle Witterung fällt (Kaltlufteinbrüche). In besonderem Maße sind solche Mausohrgesellschaften den Unbilden kalten Wetters ausgesetzt, die in Wochenstuben ansässig sind, in denen wärmespendende Kamine, Warmwasserboiler oder sonstige Wärmequellen fehlen. Sinkt die Temperatur im Dachfirst tagsüber auf 10—8° C ab, so erwachen die Mütter aus ihrer Tagesschlaflethargie, verlassen ihren Hangplatz und suchen zunächst in Mauerspalten und dergleichen Schutz. In der folgenden Nacht wird das Quartier gegebenenfalls ganz verlassen. Erst mit Eintritt wärmeren Wetters werden die Wochenstuben wieder bezogen.

Bei hochgraviden ♀ können derartige Temperaturstürze Fehlgeburten auslösen (Zimmermann 1962). Weibchen, die bereits geboren haben, verlassen ihre Hangplätze vielfach unter Zurücklassung ihrer Jungen. 1961 und 1971 traten unter den Neugeborenen hohe Verluste ein, nachdem die Mütter ihren Jungen mehrere Tage und Nächte ferngeblieben waren. Weigold (1973), der die Entwicklung der Temperaturregulation bei jungen Mausohren untersuchte, stellte im Laborversuch hohe Toleranz gegenüber niedrigen Temperaturen bei Neugeborenen fest. Dafür fehlte diesen Jungen jede Regelung der Körpertemperatur. Erst im Alter von etwa 2 Wochen waren mit zunehmendem Fellwachstum alle für Heterotherme typischen Merkmale der Regulation erkennbar. Je nach Alter konnten kleine Junge bis zu 2 Tagen hungern; danach wurden die erschöpften Tiere von ihren Müttern abgestoßen.

Nach unseren bisherigen Beobachtungen ist im Juli mit Kälterückfällen, die die Mütter zur vorübergehenden Aufgabe ihrer Hangplätze zwingen würden, zwar nicht mehr zu rechnen, doch kann länger anhaltende kühle Witterung ebenfalls zu erheblichen Jungenausfällen führen. Fütterungsversuchen zufolge sind diese Verluste auf unzureichende Ernährung zurückzuführen. Wir müssen annehmen, daß die Mütter infolge geringer Aktivität der Insekten dann nicht genügend Beutetiere finden, um ihre halbwüchsigen Jungen, deren Nahrungsbedarf erfahrungsgemäß hoch ist, ausreichend ernähren zu können.

Diese Befunde dürfen uns jedoch nicht zu der Annahme verleiten, daß Jahre ohne gravierende Schlechtwetterlagen Gewähr für weitgehend verlustlose Jugendentwicklung bieten. Es ist vielmehr mit weiteren Mortalitätsfaktoren zu rechnen, die zumindest in ihrer Gesamtheit populationsdynamisch relevant werden können. Als weitere Todesursachen der Jungen in den Wochenstuben sind zu nennen: überhöhte Temperaturen in den Quartieren, Unfälle, Verluste unter den Muttertieren, Jungenausfälle infolge Seuchen- und Biozideinwirkung.

Junge Mausohren sind wie andere junge Säugetiere sehr empfindlich gegenüber hohen Außentemperaturen. Ihre letale Körpertemperatur liegt bei 43° C (Weigold 1973). Obwohl Mausohren in geschlossenen Dachkammern bei starker Sonneneinstrahlung hohen Temperaturen ausgesetzt sein können, sind hitzebedingte Ausfälle in Wochenstuben bisher nicht gemeldet worden.

Bei meinen Untersuchungen konnte ich wiederholt von ihren Hangplätzen heruntergefallene Junge beobachten, die, sofern sie nicht verletzt waren und Verlassenheitsrufe abgaben, von ihren Müttern aufgespürt und fliegend oder kriechend zum Hangplatz zurückgeholt wurden. Demgegenüber klettern größere Junge selbständig an Balken hoch und zum Pulk zurück, oder sie fliegen wieder zu ihren Artgenossen. Offensichtlich orientieren sie sich dabei nach den Lautäußerungen der anderen Jungen.

Ob Junge, deren Mütter (etwa auf ihrem Jagdflug) verunglückt sind, von anderen Weibchen angenommen und mitaufgezogen werden können, ist ungewiß. Nach unseren bisherigen — allerdings auf Einzelexperimenten basierenden Befunden — zieht jedes Muttertier nur sein eigenes Junges auf.

Schließlich muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß Jungtiere Seuchen erliegen oder infolge Biozideinwirkung (z. B. Holzschutzmittel-Anwendung in Dachböden) zugrundegehen können. Diesbezügliche Nachweise liegen aus unserem Kontrollgebiet bisher nicht vor.

Aus den Wochenstubenkontrollen ergibt sich eine durchschnittliche jährliche Jugendmortalität von 16,4 %. Kann der Fortbestand dieser Grenzpopulation unter diesen Gegebenheiten noch als gesichert gelten? Wenn wir die in den 11 Kontrolljahren nachgewiesene maximale Bestandsdichte an Jung- und Alttieren berücksichtigen, muß diese Frage verneint werden. Seit 1961 ging der Gesamtbestand nämlich von 393 auf 178 (= 45,2 %) und der Jungennachwuchs von 183 auf 70 (= 38,2 %) zurück (vgl. Tab. 1).

Zusammenfassung

In den Jahren 1961—1971 wurden planmäßige Bestandsdichtekontrollen beim Mausohr *(Myotis myotis)* in einigen Wochenstubenquartieren der Eifel während der Laktationsperiode der Mütter durchgeführt. Dabei ergab sich eine hohe Jugendmortalität in Jahren, in denen anhaltende Kaltlufteinbrüche das Wetter im mitteleuropäischen Raum ungünstig beeinflußten. 1961 fielen von 183 in 3 benachbarten Quartieren geborenen Jungtieren 43,1 % und 10 Jahre später von 70 Nachkommen 28,5 % aus. Im Vergleich hierzu waren die Ausfälle im witterungsmäßig begünstigten Sommer 1964 mit 2,2 % von 135 Geburten sehr gering.

Sinkt infolge anhaltend kühler Witterung die Raumtemperatur in den Wochenstubenquartieren auf 10—8° C ab, so geben die Mütter ihre Hangplätze vorübergehend auf, um geschützte Örtlichkeiten aufzusuchen. Die während dieser Zeit in

den Quartieren zurückgelassenen Jungen gehen zugrunde. Später im Jahr infolge zu kühler Witterung eintretende Jungenverluste sind demgegenüber vermutlich auf unzureichende Ernährung durch die Mütter zurückzuführen.

Bei hochgraviden Weibchen können starke Temperaturstürze Fehlgeburten auslösen.

Summary

Between the years 1961—1971 systematic checks of the population density of the mouse-eared bat *(Myotis myotis)* were made in some nurseries in the Eifel, during the lactation period of the mothers. It was discovered, that there was a high mortality rate among the young in those years, when the weather in the central European area was unfavourably affected by prolonged spells of cold air. In three neighbouring quarters in 1961 of the 183 births 43,1% did not survive and 10 years later of the 70 births 28,5 % were found dead in the nurseries. In contrast to this the number of deaths in the warm summer weather of 1964 was, at 2,2 % of 135 births, almost neglible.

If, as a result of cool weather, the room temperature drops to 10—8° C in the nurseries, the adults temporarily leave their hanging places and look for a more sheltered spot. In this time the young that are left alone do not survive. The deaths occuring among the young later on in the year are probably attributable to inadequate feeding by the mothers as opposed to the losses incurred by cool weather conditions.

In the case of heavily pregnant ♀ such drops in temperature can cause miscarriages.

Literatur

Davis, W. H., and H. B. Hitchcock (1965): Biology and migration of the bat, *Myotis lucifugus,* in New England. J. Mammal., 46: 296—313.

Krátký, J. (1971): Zur Ethologie des Mausohrs *(Myotis myotis)* (Borkhausen, 1797). Zool. Listy, 20: 131—138.

Novick, A. (1969): The world of bats. Lausanne, Edita S. A., 171 pp.

Roer, H. (1962): Erhöhte Jugendmortalität des Mausohrs *(Myotis myotis)* im Sommerhalbjahr 1961. Bonn. zool. Beitr., 13: 260—273.

— (1968): Zur Frage der Wochenstuben-Quartiertreue weiblicher Mausohren *(Myotis myotis).* Bonn. zool. Beitr., 19: 85—96.

Schliephake, H. (1971): Ein Fall hoher Jugendmortalität beim Mausohr *(Myotis myotis)* im Jahre 1971. Myotis, 9: 22.

Weigold, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). J. comp. Physiol. 85: 169—212.

Zimmermann, W. (1962): Hoher Geburtenausfall in einer Wochenstube von *Myotis myotis* (Chiroptera). Bonn. zool. Beitr., 13: 256—259.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hubert Roer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, 53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164

Zur Faunengeschichte der Fledermäuse in der Hohen Tatra

Von

HELMUT SCHAEFER, Hoffnungsthal

Einführung

Herkunft des neuen Materials (Muran I)

Aus den Skelettresten von 1520 Fledermäusen, die ich mit einem längeren Intervall seit 40 Jahren sammelte, konnte ich die Artzugehörigkeit von 1254 Exemplaren nach den Mandibeln bestimmen (Abb. 1). Der Fundplatz liegt am Westende der Belaer Kalkalpen, also im Ostteil der Hohen Tatra, und zwar auf ihrer Nordseite bei Javorina am Berge Muran in 1550 m. Die Frage nach der Entstehung der Thanatozönose, zu der außer den Chiropteren noch über 4000 andere Wirbeltiere gehören, werde ich nach Bestimmung aller Tiergruppen besonders erörtern. Hier sei nur erwähnt, daß es sich um Nahrungsreste — ganz oder größtenteils — von Uhus (*Bubo bubo*) handelt, die ihre recht „ärmliche Speisekarte" offenbar mit den Fledermäusen der benachbarten Höhle aufbesserten. Wichtiger ist hier die Frage nach dem Alter. Wegen des Vorhandenseins von Haustieren und Kommensalen des Menschen hielt ich den Fund von Anfang an für jünger

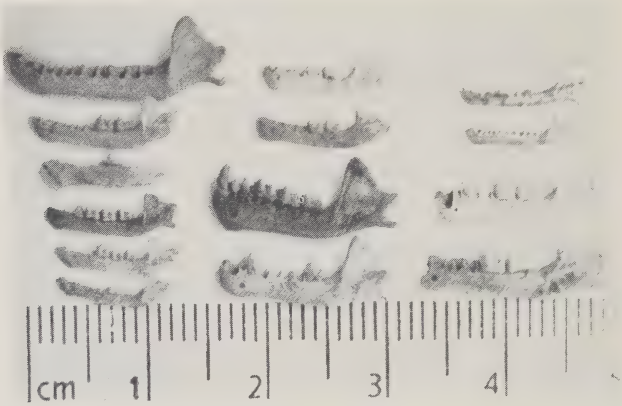


Abb. 1. Aus der Thanatazönose vom Muran, je eine Unterkieferhälfte der 13 Fledermausarten. Von oben nach unten linke Reihe: *Myotis myotis, M. bechsteini, M. dasycneme, M. nattereri, M. brandti, M. mystacinus.* Mittlere Reihe: *Vespertilio murinus, Eptesicus nilssoni, E. serotinus,* cf *E. sodalis.* Rechte Reihe: *Plecotus auritus, Barbastella barbastellus, Nyctalus noctula, N. lasiopterus.*

als die Besiedelung Javorinas, die 1759 erfolgte (Grosz). Das bestätigte in etwa die Radiokohlenstoff-Analyse eines Gewölles, das 4 Zweifarbfledermäuse (*Vespertilio murinus*) enthielt (das Untersuchungsmaterial wurde durch weitere Fledermausknochen des Fundes vermehrt). Bei dieser Probe (mit der Labor-Hv-Nr. 4438 des Niedersächsischen Landesamtes für Bodenforschung) ergab sich ein Alter „zwischen 1640 und 1950 nach Christi". Der Gutachter, Herr Dr. M. A. Geyh, dem ich auch an dieser Stelle danke, teilte mir dazu mit, daß die Untersuchungsmethode unter Berücksichtigung der dendrochronologischen Korrektur noch nicht ausreiche, um in dem Zeitraum dieser 300 Jahre genauere Resultate zu erhalten. Auch die dankenswerte Begutachtung der geologischen Situation der Lokalität durch Herrn Dr. V. Ložek/Prag bestätigte das praktisch rezente Alter der beinahe an der Oberfläche lagernden Knochenschicht, unter der sich die Schichten des Holozäns und des Spät- oder Nachpleistozäns abzeichneten. Mit größter Wahrscheinlichkeit stammt mein Material vom Muran aus dem Ende des 18. Jhdts., ist also etwa 200 Jahre alt. Fraglicher erschien zunächst die Jahreszeit, in der diese Tiere gefangen wurden und — falls es sich um Sommerfänge handelte — Ort und Meereshöhe ihres Vorkommens. Denn das Jagdrevier der Uhus umfaßte, wenn wir einen Radius von 4 km um den Muran annehmen, Höhenlagen von 950 bis 2150 m. Aus den unten angeführten Gründen dürften aber die vom Muran nachgewiesenen Chiropteren überwiegend zu Durchzüglern oder zu einer Wintergesellschaft gehört haben, die in der unmittelbar hinter dem Uhuhorst beginnenden hohen Karsthöhle schlief.

Vergleich mit den aus Holozän und Gegenwart bekannten Arten

Da diese Chiropteren-Fauna vom Muran trotz ihres jungen Alters der heutigen nicht entspricht, liegt der Versuch nahe, sie in das Gesamtbild unserer bisherigen Kenntnisse einzufügen. Über die holozänen Fledermäuse hat Wołoszyn ausführlich berichtet. Die von ihm untersuchten 19 Höhlen liegen ebenfalls auf der Nordseite der Hohen Tatra in Höhen zwischen 963 und 1860 m, weniger als 20 km westlich des Murans und sind insofern für einen Vergleich gut geeignet. Über die heutige Verbreitung der Fledermäuse sind wir hauptsächlich durch Mošansky & Gaisler unterrichtet, deren Zusammenstellung nur durch wenige andere Hinweise ergänzt werden konnte. Um die Gegenüberstellung des Materials von Holozän und Muran mit dem aus der Gegenwart zu präzisieren, teile ich das letztere nach der Höhenlage der Fundorte in zwei Gruppen. Da die aus dem Holozän und vom Muran nachgewiesenen Tiere sämtlich aus Höhen über 950 m stammen, können ihnen in erster Linie auch nur die neueren Funde aus annähernd gleicher Höhenlage zugeordnet werden. Daher kann als unterster Sammel- und Beobachtungsort gerade noch die wichtige Brestovska-Höhle bei Zuberec in 880 m einbezogen werden. Außer dieser heutigen Fledermausfauna der Hohen Tatra „im engeren Sinne" gibt es die andere

Gruppe der Tatrafledermäuse „im weiteren Sinne", zu der auch Arten gezählt werden, die lediglich im angrenzenden Gebirgsvorland in Höhenlagen von 600 bis 880 m nachgewiesen wurden. Naturgemäß hat der angestrebte Vergleich enge Grenzen. Sie sind in der Verschiedenartigkeit des Materials und in der Sammelmethode begründet. Der Posten „Holozän" basiert ganz auf Knochenfunden, die vermutlich alle von überwinternden Tieren stammen. Das Hauptproblem dieses Materials stellt die Datierung dar, die beinahe für jedes Exemplar gesondert untersucht werden müßte. Nur in der besonderen Höhenlage einiger Winterquartiere ist ein Hinweis auf klimatisch mildere Epochen gegeben. Insofern liegen die Bedingungen am Muran günstiger, weil die Gleichaltrigkeit aller Fledermäuse unzweifelhaft und die Datierung mit der Ungenauigkeit von wenigen Jahrzehnten gelungen ist.

Systematischer Teil

Rhinolophus hipposideros (Bechstein, 1800)

Die Kleinhufeisennase ist in den Materialien aus dem Holozän und vom Muran nicht vertreten, kann jedoch zur rezenten Tatrafauna im weiteren Sinne gerechnet werden. Im Gebirgsvorland konnte ich sie in Gewöllen der Schleiereule *(Tyto alba)* von Leibitz (= L'ubica) in 620 m feststellen (Schaefer 1933). Nach Wołoszyn überwintert sie gegenwärtig in der Studnisko-Höhle bei Krakau. Da sie nach Kowalski im Pienini-Gebirge und nach Hanák (1967) in der Niederen Tatra bis in eine Höhe von 950 m angetroffen wurde, sind weitere Funde im Gebiet der Hohen Tatra zu erwarten.

Myotis daubentoni (Leisler, 1819)

Für das Holozän wurden 8 Wasserfledermäuse festgestellt, aus 6 Höhlen bis 1640 m. Aus neuerer Zeit fehlt jeder Nachweis der Art; auch im Muran-Material ist sie nicht enthalten. Hier tritt das Verschwinden einer Fledermaus in jüngerer Vergangenheit deutlich in Erscheinung. Es dürfte nicht, wie Wołoszyn annimmt, mit den klimatischen Veränderungen im Zusammenhang stehen. Denn die Abkühlung kann die Art, die auch in kälteren Gegenden bis zum 62. Breitengrad und in mitteleuropäischen Gebirgen bis in Höhen von 1300 m vorkommt (van den Brink), nicht vertrieben haben. Die Zunahme der Niederschläge seit dem Mittelholozän müßte sich für sie, deren Aktivität im Sommer an offene Wasserflächen gebunden ist, eher günstig ausgewirkt haben. Wahrscheinlicher ist die Verursachung des Bestandsrückganges durch den Menschen, der die Landschaft nach Kräften trockengelegt hat.

Myotis dasycneme (Boie, 1825)

Bei der Teichfledermaus liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei der vorigen Art, doch ist ihr Verschwinden langsamer vor sich gegangen. Im Holozän wurde sie mit 18 Stück in 7 Höhlen bis 1800 m festgestellt. Diese große Höhe ist auch für etwas wärmere Zeitepochen ungewöhnlich. Doch muß man berücksichtigen, daß es sich nur um Winterquartiere handelte. 2 Exemplare enthält noch das Material vom Muran, der auch nur als ein hochgelegener Winterschlafplatz betrachtet werden kann. Aus neuer Zeit fehlt von der Art jede Spur. Auch ihren Rückgang würde ich auf die Austrocknung von Seen und Sümpfen durch den Menschen zurückführen. Im übrigen ist sie ein wanderlustiger Vertreter der osteuropäischen Flachlandsfauna und hat die Tatra möglicherweise immer schon bloß zur Überwinterung besucht. Von ihrem häufigeren Anfliegen mitteleuropäischer Quartiere in der Vergangenheit zeugen auch die Skelettreste in österreichischen Höhlen.

Myotis mystacinus (Leisler, 1890)

Die Bartfledermaus war und ist die allgemeinste und zum Winterschlaf in größte Höhen vordringende Tatrafledermaus. Im holozänen Material dominiert sie mit 1060 Exemplaren bei weitem (Gesamtzahl = 1484). Allerdings muß hierbei berücksichtigt werden, daß Wołoszyn noch keine artliche Trennung von *M. brandti* vorgenommen hat, so daß die wirkliche Zahl kleiner ist. Am Muran steht sie mit 25 Stück nach der Häufigkeit der Arten an 5. Stelle. Mošansky & Gaisler hatten 13 aus unserem Jahrhundert stammende Schädel für Messungen zur Verfügung.

Myotis brandti (Eversmann, 1848)

Wołoszyn hat das Vorkommen von zwei Formen, die er für Rassen von *M. mystacinus* hielt, im holozänen Material erkannt („... may be devided into two groups ..."). Sein Schluß, daß in der älteren Phase der Zuwanderung von Fledermäusen zur Tatra *M. brandti* die Mischwaldzone besiedelte, *M. mystacinus* dagegen den darüber befindlichen Nadelwaldgürtel, ist in dieser Form kaum zutreffend. Er ist durch die 1970 noch vorherrschende Annahme erklärlich, daß gegenwärtig in beiden Vegetationszonen der Tatra *M. mystacinus* allein vorkomme. Richtig dürfte sein, daß *M. brandti* — im Vergleich zu *M. mystacinus* — relativ selten in den höchstgelegenen Höhlen überwintert hat. Mein Material vom Muran ergab 68 *M. brandti*, also etwa dreimal so viel wie *M. mystacinus*. In ungefähr demselben Verhältnis traf Hanák (1971) die beiden Arten im mittelslowakischen Winterquartier Dobšinska Eishöhle (969 m) an. Die Erwägung von Mošansky & Gaisler, daß 2 ihrer kleinen *Myotis* zu *M. brandti* gehören könnten, ist inzwischen für das eine Exemplar (aus einem Quartier in 880 m Höhe) gesichert (Hanák 1971). Wie weit die Brandt-Fledermaus gegenwärtig in der Hohen Tatra verbreitet ist, bedarf der weiteren Untersuchung. Daß sie hier auch übersommert oder jemals Wochenstuben gehabt hat, erscheint mir zweifelhaft.

Myotis nattereri (Kuhl, 1818)

Die Fransenfledermaus dürfte — ähnlich wie Wasser- und Teichfledermaus — neuerdings im Bestand zurückgegangen sein. Sicherlich gilt für das gemeinsame Schicksal auch dieselbe Erklärung, da sie in ihrer Lebensweise ebenso an das Vorhandensein geeigneter Wasserflächen gebunden ist. Für das Holozän wurden insgesamt 18 Stück in 5 Höhlen nachgewiesen, aber nur bis in eine Höhe von 1394 m. Am Muran, dessen Höhle 150 m höher liegt, ist 1 Exemplar vertreten. Am 18. 9. 1970 wurde 1 ♂ in 900 m gefunden, offenbar im Zwischenquartier (Hanák briefl.).

Myotis bechsteini (Leisler, 1818)

Die Bechstein-Fledermaus kann heute nur zur Tatrafauna im weiteren Sinne gerechnet werden. Ihre 3 einzigen neueren Nachweise liegen im Vorland außerhalb des Gebirgswaldes: bei Štrba in ca. 800 m fanden Hanák und Hanzak im Sommer 1957 2 Stück (Mošansky & Gaisler), und 1 Exemplar enthielten die Gewölle von Leibitz (Schaefer 1933). Früher überwinterte die Art häufig in mitteleuropäischen Gebirgen. Im holozänen Material der Tatra steht sie mit 151 Stück an 2. Stelle und kam in 14 Höhlen bis 1860 m vor. Am Muran ist sie lediglich noch mit 2 Exemplaren vertreten. Offenbar liegt der Rückgang der Bechstein-Fledermaus, die kalte Gegenden und daher im Sommer das Gebirge gewöhnlich meidet, bereits länger zurück. Wahrscheinlich ist er besonders durch die Klimaverschlechterung im ausgehenden Subatlantikum verursacht worden.

Myotis myotis (Borkhausen, 1779)

Das Großmausohr steht im Holozän mit 130 Stück nach der Häufigkeit an 3. Stelle und wurde in 14 Höhlen bis 1800 m angetroffen. Das Muran-Material enthält nur 4 Exemplare. Gegenwärtig wird die Art in mehreren Höhlen bis 1460 m in kleinen oder größeren Gruppen beobachtet. So gehört sie zu den regelmäßigen und relativ häufigen Bewohnern der Hohen Tatra, allerdings nur im Winterhalbjahr; am 30. 8. 1973 fanden Hanák und ich 2 ♂ in der Kirche von Ždiar in 930 m Höhe.

Myotis blythi oxygnathus (Tomes, 1857)

Neuerdings kann das Kleinmausohr ebenfalls zur Tatrafauna im engeren Sinne gezählt werden. Nachdem es weder im Holozän noch am Muran nachgewiesen werden konnte, fanden Gaisler und Hanák 1964 1 Exemplar im Winterschlaf in einer Höhle in 920 m (Mošansky & Gaisler). Ob es sich um eine dauerhafte Neuerscheinung oder um einen Irrgast handelte, bleibt abzuwarten.

Plecotus auritus (L., 1758)

Das Braune Langohr steht im holozänen Material mit 77 Exemplaren an 4. Stelle und konnte in 10 Höhlen bis in eine Höhe von 1680 m nachgewiesen werden. Am Muran waren 8 Stück festzustellen. Die Art lebt gegenwärtig ganzjährig und nicht selten in der unteren Waldregion. Die höchsten Standorte liegen im Sommer bei 1020 m und im Winter bei 1330 m.

Barbastella barbastellus (Schreber, 1774)

Die Mopsfledermaus ist neben der Wasserfledermaus die im holozänen Material am seltensten nachweisbare Art. Wołoszyn fand 10 Stück, und zwar bloß in 3 Höhlen in Höhenlagen zwischen 1339 und 1507 m. Vom Muran habe ich 1 Exemplar. In neuerer Zeit wurde die Art zweimal gefunden, und zwar im Winterquartier bei Zuberec, also gerade am Fuße der Hohen Tatra. Sommerbeobachtungen fehlen bisher.

Pipistrellus pipistrellus (Schreber, 1774)
Pipistrellus nathusii (Keys. & Blas., 1839)

Die Zwergfledermaus ist weder aus den wärmeren Zeiten des Holozäns, noch aus dem großen Fund am Muran, noch durch Beobachtungen aus unserem Jahrhundert nachgewiesen worden. Lediglich aus dem 19. Jhdt. soll es nach Mošansky & Gaisler einen Fund aus dem Gebirgsvorland bei Oravice (ca. 800 m) geben. Ähnlich verhält es sich mit der Rauhhautfledermaus, die einmal im vorigen Jahrhundert bei Alt-Schmecks (= Stary Smokovec) in einer Höhe von ca. 1000 m festgestellt worden sein soll (Mošansky & Gaisler). Sonst ist sie niemals in der Tatra beobachtet worden. Ihr Vorkommen ist auch unwahrscheinlich, da sie in der Tschechoslowakei nur wenige Male angetroffen wurde und vor allem, weil sie Gebirge meidet. Ohne die Verläßlichkeit der beiden Angaben beurteilen zu können, halte ich es für bedeutend leichter möglich, daß *P. pipistrellus*, der Europa bis zum 60. Breitengrad fast ganz und Gebirge bis zu 2000 m bewohnt, zur Tatrafauna im weiteren Sinne gehört, als *P. nathusii* sogar zur Tatrafauna im engeren Sinne. Gegebenenfalls könnte es sich nur um einen Durchzügler gehandelt haben.

Eptesicus serotinus (Schreber, 1774) — teilweise cf *Eptesicus sodalis* (Barr.-Ham., 1910)

Außer durch eine Beobachtung von Kocyan im 19. Jhdt. bei Zuberec (ca. 800 m) war die Breitflügelfledermaus nur in 3 Exemplaren aus den Gewöllen von Leibitz (Schaefer 1933) festgestellt worden, also stets im Tatra-Vorland. Eine erste Bestätigung für die Vermutung Kowalskis, daß sie in die Waldregion vordringe, brachte der Fund eines Winterschläfers 1964 in der Brestovska-Höhle (Mošansky & Geisler), wobei auch dieser Platz noch am unteren Rande des Waldgürtels liegt. Erst das Muran-Material belegt *E. serotinus* mit 18 Exemplaren für die Tatra-Fauna im engeren Sinne, nun sogar für die Zone der oberen Waldgrenze. Es läge die Annahme nahe, daß die wärmeliebende Art in den mittleren Epochen des Holozäns zahlreich vorgekommen sei. Doch fehlt von ihr überraschenderweise in dem von Wołoszyn untersuchten Material jede Spur. Das ist um so schwerer verständlich, als ich 1972 bei einer Probegrabung mit V. Ložek an einer benachbarten Stelle am Muran in einer offensichtlich mehrere Jahrtausende alten Schicht die Reste einer Breitflügelfledermaus fand (noch nicht veröffentlicht). Zur Systematik sei angemerkt, daß die Größe meines Materials starken Schwankungen unterliegt. So variieren zum Beispiel die untere Zahnreihenlänge von 7,8 bis 8,6 mm und die Mandibelhöhe am Processus coronoideus von 5,6 bis 6,3 mm (bei 12 bzw. 16 Messungen). Nach den Maßangaben von Miller (UZR bei *E. sodalis* 8,0—8,2, und bei *E. serotinus* 8,2—9,0) würden gerade je 4 zu *E. sodalis* und zu *E. serotinus* gehören, während 4 Exemplare mit 8,2 beide Formen sein könnten. Weil jedoch die Kurve dieser Maße genau an der angeblichen „Artgrenze" ihren Gipfel erreicht, und da die Einzelmerkmale an jeder Mandibel unabhängig von einander variieren, bin ich der Auffassung, daß die ganze Population vom Muran (Wintergesellschaft) eine einzige Art bildet, deren Durchschnitt etwas kleiner ist als der von Miller angegebene Mittelwert.

Eptesicus nilssoni (Keys. & Blas., 1839)

Die Nordfledermaus gehörte im Holozän neben M. daubentoni und B. barbastellus offenbar zu den seltensten Arten. Jedenfalls beträgt ihr Anteil an dem von Wołoszyn untersuchten Material mit 12 Exemplaren nur 0,8 %. Sie wurde in 5 Höhlen bis in eine Höhe von 1650 m, und nur 1 Stück noch in 1800 m angetroffen. Auch am Muran, wo ich 40 Nordfledermäuse fand, ist sie seltener als *M. mystacinus* und *M. brandti* zusammen, allerdings häufiger als *M. mystacinus* allein. Gegenwärtig ist sie in der Tatra wohl weniger zahlreich als *M. mystacinus.* Aber sie ist weiter verbreitet und wurde im Sommer innerhalb der Waldregion bis 1450 m, *M. mystacinus* nur bis 1100 m festgestellt (Mošansky & Gaisler). Zu den bisher bekanntgewordenen Beobachtungen kann ich eine weitere hinzufügen: In ca. 900 m am Berge Kotka im östlichen Vorgebirge Magura photographierte ich im August 1935 ein Exemplar, das an einer kleinen Felswand in einer flachen Spalte im Sonnenlicht schlief.

Vespertilio murinus L., 1758

Bei der Zweifarbfledermaus liegen die Verhältnisse insofern ähnlich wie bei *E. serotinus,* als sie im holozänen Material nicht gefunden wurde, und bisher überhaupt nur im Tatra-Vorland: Ein Stück des Budapester Museums sammelte Kocyan im 19. Jhdt. bei Zuberec, das andere stammt aus den Gewöllen von Leibitz (Schaefer 1933). Hiernach lieferte der Muran eine kleine Sensation, die ich gesondert dargestellt habe (1974). Nicht weniger ais 904 der 1254 bestimmbaren Fledermäuse gehören zu dieser Art, die somit die Leitform dieser Thanatozönose bildet. Darüber hinaus hat sich bei den von V. Ložek geleiteten Untersuchungen älterer Schichten wiederholt gezeigt, daß *V. murinus* schon früher am Muran lebte. Sie trat sogar in einer frühholozänen oder spätpleistozänen Schicht als erste Fledermaus auf, und zwar noch in Gesellschaft von Kleinsäugern, die für die Eiszeit typisch waren (noch unveröffentlicht).

Nyctalus noctula (Schreber, 1774)

Der Abendsegler wird von Kowalski nicht zur Tierwelt der Hohen Tatra gerechnet, da er im eigentlichen Gebirge weder subfossil noch rezent bisher festzustellen war. Es gibt nur einen Fund von Kocyan aus dem nördlichen Vorgebirge der Liptauer Kalkalpen (bei Oravice in ca. 800 m — Mošansky & Gaisler). Bei diesem Sachverhalt war es eine unerwartete Neuigkeit, daß im Muran-Material 180 Exemplare zum Vorschein kamen. Eigentlich ist dieser Nachweis aber nicht verwunderlich, da die Art nordwärts bis zum 60. Breitengrad und in mitteleuropäischen Gebirgen bis etwa 1200 m anzutreffen ist (van den Brink). Außerdem sind ihre weiten Wanderungen bekannt. Durch die erwähnte vorjährige Probegrabung mit V. Ložek hat sich ergeben, daß *N. noctula* den Muran schon sehr früh aufgesucht hat und — nach *V. murinus* — dort die älteste und lange Zeit, sicherlich nur im Winter, die zweithäufigste Fledermaus war.

Nyctalus lasiopterus (Fatio, 1869)

Der Großabendsegler ist in einem Exemplar am Muran vertreten — Erstnachweis für die Tschechoslowakei. Es handelte sich bei dieser wärmeliebenden Art mit Sicherheit um keine „Standfledermaus“ oder Sommererscheinung, sondern um einen zufälligen Wintergast. Auf die an anderer Stelle mitgeteilten Einzelheiten (1973) nehme ich Bezug.

Nyctalus leisleri (Kuhl, 1818)

Das Vorkommen des Kleinabendseglers ist seit 1883 für das Tatra-Vorland durch einen Fund von Kocyan bei Oravice bekannt (Mošansky & Gaisler). Nach einer Beobachtung von Fudakowski (Kowalski) am 24. 7. 1923 in einer Höhenlage von 1100 m muß er sogar zur Tatrafauna im engeren Sinne — wenn auch recht selten — gerechnet werden. Sein Fehlen im Holozän und am Muran kann zwei Ursachen haben: entweder hat er die Tatra erst später besiedelt, oder seine heute bekannte Abneigung gegen Felshöhlen besteht bereits seit alter Zeit.

Auswertung

Veränderungen in den Artenlisten

Wenn man die Funde aus dem Holozän, vom Muran und aus der Gegenwart im ganzen vergleicht, so tritt zwar eine erhebliche Veränderung, aber keine besonders starke Verarmung an Arten in Erscheinung. Bei diesem Vergleich können nur die heutigen

Tabelle 1. Die in der Hohen Tatra festgestellten Fledermäuse. Die Zahlen geben die sicher bestimmten Individuen an. Der Spalte „Holozän" liegt ein Material aus insgesamt 19 Höhlen zu Grunde. In der Spalte „Muran I" sind die geschätzten Gesamtzahlen (nach verhältnisgerechter Aufteilung von 266 wegen starker Beschädigung unbestimmbarer Mandibeln) in gewöhnlichen Klammern beigefügt. Nur aus dem Tatra-Vorland belegte Arten und Einzelfunde aus dem vorigen Jahrhundert sind durch eckige Klammern gekennzeichnet.

Lfd. Nr.	Art	Holozän	Muran I	Heutige Fauna
[1]	*[Rhinolophus hipposideros]*	—	—	[1 aus Gewölle bei 620 m]
2	*Myotis daubentoni*	8 (6 Höhlen, bis 1646 m)	—	—
3	*Myotis dasycneme*	18 (7 Höhlen, bis 1800 m)	2	—
4	*Myotis mystacinus*	1060 (zusammen 18 Höhlen, bis 1800 m)	25 (30)	am häufigsten (Sommer bis 1100 m; Winter bis 1715 m)
5	*Myotis brandti*		68 (80)	1 (Winter: 880 m)
6	*Myotis nattereri*	18 (5 Höhlen, bis 1394 m)	1	1 (Herbst: 900 m)
7	*Myotis bechsteini*	151 (14 Höhlen, bis 1860 m)	2	[2 Sommer: 800 m; 1 aus Gewölle bei 620 m]
8	*Myotis myotis*	130 (13 Höhlen, bis 1800 m)	4	häufig im Winter (bis 1460 m) 2 im Sommer (930 m)
9	*Myotis blythi oxygnathus*	—	—	1 (Winter: 920 m)
10	*Plecotus auritus*	77 (10 Höhlen, bis 1670 m)	8 (10)	nicht selten (Sommer bis 1020 m; Winter bis 1330 m)
11	*Barbastella barbastellus*	10 (3 Höhlen, bis 1507 m)	1	2 (Winter bis 880 m)
[12]	*[Pipistrellus pipistrellus]*	—	—	[1 im 19. Jhdt. bei 800 m]
[13]	*[Pipistrellus nathusii]*	—	—	[1 im 19. Jhdt. bei 1000 m]
14	*Eptesicus serotinus*	—	18 (20)	1 (Winter: 880 m) [3 aus Gewölle bei 620 m]
15	*Eptesicus nilssoni*	12 (6 Höhlen, bis 1800 m)	40 (45)	weit verbreitet (Sommer bis 1450 m; Winter bis 1460 m)
16	*Vespertilio murinus*	—	904 (1140)	[1 im 19. Jhdt. bei 800 m; 1 aus Gewölle bei 620 m]
17	*Nyctalus noctula*	—	180 (185)	[1 im 19. Jhdt. bei 800 m]
18	*Nyctalus lasiopterus*	—	1	—
19	*Nyctalus leisleri*	—	—	1 (Sommer: 1100 m) [1 im 19. Jhdt. bei 800 m]

Nachweise für die Fauna der Hohen Tatra im engeren Sinne herangezogen werden; die in der Tabelle in eckigen Klammern befindlichen Angaben bleiben also unberücksichtigt. So konnten für das Holozän 10 Arten festgestellt werden, vom Muran 13 und in unserem Jahrhundert 10. Von den 10 holozänen Arten kehren 9 am Muran und 8 in der Gegenwart wieder. Von den 13 Arten des Murans sind 9 aus dem Holozän und 8 aus der Gegenwart bekannt. Von den 10 heutigen Arten sind nur 7 im Holozän und 8 am Muran vertreten. *M. bechsteini, M. dasycneme* und *M. daubentoni* sind im Holozän vorhanden, in der Gegenwart aber nicht mehr nachweisbar, die 2 erstgenannten allerdings noch am Muran. Umgekehrt wurden *N. leisleri* und *M. blythi oxygnathus* in den letzten Jahrzehnten erstmalig beobachtet. Im Muran-Material kommen *V. murinus, Nyctalus noctula* und *N. lasiopterus* vor, die weder zuvor noch danach (oberhalb 800 m) nachgewiesen wurden. An sich ist die Anzahl von mindestens 16 festgestellten Arten für ein so kleines Gebiet, das nicht einmal 1000 km^2 umfaßt — der tschechoslowakische und der polnische Nationalpark haben zusammen etwa 700 km^2 — relativ groß, zumal es sich in weiten Teilen um unbewohnbares Hochgebirge handelt. Die Zahl von gegenwärtig 10 Arten wird sich bei intensiver Forschung vielleicht noch erhöhen. Auf die sehr erheblichen Unterschiede in den Häufigkeitsverhältnissen wurde bei der Besprechung der einzelnen Arten eingegangen. Allgemein dürfte die Bestandsdichte der meisten Fledermäuse gegenwärtig gering sein. Hierfür spricht die Tatsache, daß 5 der 10 Arten bloß in je 1 Exemplar beobachtet werden konnten. Die niedrige Individuenzahl erklärt sich durch die Rauheit des Klimas. Es ist verständlich, daß ansehnliche Populationen nur von besonders wetterfesten Arten ganzjährig im Gebirge leben können.

Sommer- und Wintervorkommen

Je mehr wir von der Lebensweise der Fledermäuse erfahren haben, desto klarer hat sich die Bedeutung des Wandertriebes abgezeichnet. Man muß daher zwischen Durchzüglern und Wintergästen einerseits und Standfledermäusen und Übersommerern andererseits sorgfältig unterscheiden. Die seßhaften Fledermäuse, die wie manche Standvögel einen heimatlichen Raum mit einem Radius von wenigen Kilometern niemals verlassen, sind gegenüber den umherstreifenden Arten oder solchen, die jahreszeitlich festliegende Wanderungen über 50, 100 oder mehr Kilometer durchführen, deutlich in der Minderheit. In der Hohen Tatra wurden die meisten Fledermäuse im Winter beobachtet, während Wochenstuben bisher nur von *M. mystacinus, V. nilssoni* und *P. auritus* gefunden wurden. Bei *N. leisleri* und *M. myotis,* die im Sommer angetroffen wurden, besteht der Verdacht, daß sie hier auch manchmal Nachwuchs hervorbringen. Wochenstuben von *M. bechsteini, M. myotis, M. brandti, B. barbastellus* und *N. noctula* sind eher in den milden Lagen am Fuße des Gebirges zu erwarten, in etwas weiterer Entfernung auch von *E. serotinus* und *R. hipposideros* — dagegen kaum zum Beispiel von *M. dasycneme* und *V. murinus.* — Selbst wenn man ein gegenwärtiges Sommervorkommen von 5 Arten unterstellt und *N. leisleri* und *M. myotis* einbezieht, so ergibt sich der interessante Gegensatz, daß diesen 5 Sommerarten das Material vom Muran nur zu 6 %, das aus dem Holozän jedoch zu 87,6 % (abzüglich der nicht bekannten Zahl von *M. brandti*) angehört. Ihr reichliches Vorkommen in den holozänen Winterquartieren ist durch das wärmere Klima zu erklären: vermutlich war der Bestand an Fledermäusen im ganzen etwas dichter, und außerdem breitete sich der Wald höher ins Gebirge aus. Schließlich war auch das Gebirgsvorland noch von weniger Menschen bewohnt und meistenteils bewaldet, so daß gerade die waldliebenden Fledermausarten überall vorkommen konnten.

Gebirgshöhlen als Winterquartiere

Für die Gegenwart ist hervorzuheben, daß

1) die Artenzahl der Überwinterer etwa doppelt so groß wie die der Übersommerer ist

2) die Höhlen viele Fledermäuse in größere Höhen locken, als ihre Wochenstuben gelegen sind.

Inwieweit es im Holozän in der Tatra mehr übersommernde Arten gab — wie man vermuten möchte —, ist nicht bekannt. Im Zuge der Klimaverschlechterung sind wahrscheinlich zuerst die höchstgelegenen Höhlen verwaist. Im Durchschnitt reichten einmal die Winterquartiere etwa 300 m höher ins Gebirge hinauf als heute. Für die einzelnen Arten ergeben sich sehr verschiedene Werte. So wurden zum Beispiel im Holozän *M. myotis* 340 m, *B. barbastellus* sogar 427 m, *M. mystacinus* dagegen nur 145 m höher als gegenwärtig beim Winterschlaf festgestellt. Die Individuenzahl der Winterschläfer ist seit dem Holozän offensichtlich in allen Höhlen stark zurückgegangen. Hierin spiegelt sich wohl ein Bestandsverlust der meisten mitteleuropäischen Fledermäuse wider. Aber das Verlassen vieler Höhlen kann noch einen anderen Grund haben: gerade die größten Höhlen dürften ihre traditionelle Attraktivität als Massenwinterquartiere seit Aufkommen der Touristik — im Sinne ungewollter Störungen, wie auch beabsichtigter Eingriffe ins Leben der sensiblen Tiere — erheblich eingebüßt haben. Vielleicht war es ein glücklicher Umstand, daß im gleichen Zeitabschnitt der letzten Jahrhunderte zahlreiche Städte aufwuchsen und als künstliche Gebirge mit tausend warmen und schwer zugänglichen Schlupfwinkeln ihre Anziehungskraft auf Fledermäuse vermehrt ausübten. Für diese Annahme bietet der Muran die besten Indizien: Seine Leitform, *V. murinus, die mit* 72,9 % im Fund dominiert und vermutlich zu Hunderten in der Höhle überwinterte, ist heute als

„Stadtfledermaus" (K. Bauer) bekannt. Überwinterungen in Felshöhlen sind nicht mehr beschrieben worden. Ähnlich verhält es sich mit *N. noctula,* der zweifhäufigsten, mit 14,5 % beteiligten Art am Muran, die ihren Winterschlaf gleichfalls nicht mehr in Felshöhlen, sondern in hohlen Bäumen und Gebäuden hält.

Sonderstellung der Muran-Höhle

Besonders interessant ist der Vergleich des holozänen Materials mit dem vom Muran. So groß ihre Ähnlichkeit von der Herkunft ist — Wintergäste aus durchschnittlich 1500 m hoch gelegenen Höhlen auf der Nordseite der Tatra —, so verschieden ist die artliche Zusammensetzung. Zum Beispiel haben im Holozän *M. mystacinus* und *M. brandti* den Hauptanteil mit 71,4 %, am Muran mit 7,0 % jedoch eine geringe Bedeutung. *M. bechsteini,* im Holozän mit 10,2 % die zweithäufigste, ist am Muran nur mit 0,2 % vertreten. Umgekehrt fehlen die beiden am Muran mit zusammen 87,4 % beteiligten Arten, *V. murinus* und *N. noctula,* in den 19 von Wołoszyn untersuchten Höhlen völlig. Aber diese Arten sind am Muran — wie dargelegt — auch in holozänen Schichten vorhanden. Das Einzugsgebiet für die Gäste scheint am Muran ein anderes gewesen zu sein. Im Höhlenmaterial, das Wołoszyn untersuchte, überwiegen Waldfledermäuse, im Muran-Material dagegen Arten offener Landschaften. Offenbar wurde die Muranhöhle — ihrer Lage an der NO-Ecke der Tatra entsprechend — seit sehr alter Zeit bevorzugt von wanderlustigen Arten angeflogen, die ihre Wochenstuben weit im Ostnordosten hatten, etwa im oberen Flußgebiet des Dnjestr oder gar in Wolynien und der Ukraine. Dort sind gerade die am Muran zahlreichen Arten häufig anzutreffen, wie *V. murinus* und *N. noctula,* ferner *M. brandti, V. serotinus* u. a. Hinzu kommt, daß es in den genannten Gegenden an Felshöhlen mangelt, die Schutz gegen die kontinentale Winterkälte und die erforderliche Ruhe bieten konnten. Zumindest für einen der osteuropäischen Steppenbewohner, eben für *V. murinus,* hat die Muranhöhle seit dem Ende der Eiszeit eine besondere, vielleicht einzigartige Rolle unter den Schlafquartieren der Tatra gespielt. Eine andere Deutung gibt es m. E. nicht für die Tatsache, daß von dieser Art, die noch aus keiner anderen Tatrahöhle bekanntgeworden ist, am Muran über 1000 Stück zu finden waren.

Zusammenfassung

Bei einer Gegenüberstellung der heutigen Chiropteren-Fauna mit ca. 1500 holozänen Fledermäusen, die aus 19 Höhlen der Hohen Tatra bekannt waren, und mit etwa ebenso vielen Tieren, die am Muran in einer rund 200jährigen Thanatozönose gefunden wurden, ergibt sich eine unmittelbare Vergleichbarkeit für die Winterpopulationen, während es zweifelhaft erscheint, ob und inwieweit das Material aus dem Holozän und vom Muran Übersommerer enthält. Von den 10 holozänen Arten, wie auch von den 13 des Murans, überwintern in Tatrahöhlen

von 880 m an aufwärts jetzt noch 8. Eine Art ist nur aus dem Holozän bekannt. Von 4 am Muran neu hinzugetretenen Arten kommt eine auch gegenwärtig als Wintergast vor. Heute wie im Holozän überwiegen in den Quartieren bei weitem die waldliebenden Arten. Die Sonderstellung des Muran-Materials, das größtenteils aus Steppenfledermäusen besteht, zwingt zu der Annahme, daß die an der NO-Ecke der Hohen Tatra gelegene Muranhöhle hauptsächlich von wanderfreudigen Bewohnern des weit (nord-)östlich vorgelagerten Flachlandes angeflogen wurde. Für ihren Rückgang oder ihr Verschwinden seit dem Holozän dürfte bei einigen Arten die Klimaverschlechterung, bei anderen aber das kultivierende Eingreifen des Menschen in die Landschaft als Ursache gewirkt haben.

Literatur

Bauer, K. (1955): Ein unbekanntes Säugetier der Stadt Linz — die Zweifarbige Fledermaus. Naturkdl. Jb. der Stadt Linz: 357—364.

Bobrinskij, N., B. Kusnezov und A. Kuzyakin (1965: Opredelitel Mlekopitajuschich SSSR. Moskva.

van den Brink, F. (1972): Die Säugetiere Europas. Hamburg und Berlin.

Grosz, A. (1961): Die Hohe Tatra. Stuttgart.

Hanak, V. (1967): Verzeichnis der Säugetiere der Tschechoslowakei. Säugetierkdl. Mitt. 15: 193—221.
— (1971): *Myotis brandtii* (Eversmann 1845) in der Tschechoslowakei. Vest. cs. spol. zool. 35: 175—184.

Kowalski, K. (1962): Mammals; Tatrzanski park narodowy Zakl. Ochr. Przyr. Kraków: 365—388.

Miller, G. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe. London.

Mošansky, A., und J. Gaisler (1965): Ein Beitrag zur Erforschung der Chiropteren-Fauna der Hohen Tatra. Bonn. zool. Beitr. 16: 249—267.

Schaefer, H. (1933): Eine interessante Beutetierliste der Schleiereule am Fuße der Hohen Tatra. Zool. Anz. 101: 164—167.
— (1973): Der Großabendsegler, *Nyctalus lasiopterus,* in der Hohen Tatra — Erstnachweis für die Tschechoslowakei. Säugetierkdl. Mitt. 21 (1): 78—79.
— (1974): Tausend Zweifarbfledermäuse (*Vespertilio murinus* L.) aus der Hohen Tatra — Nachweis an Unterkiefern. Z. Säugetierk. 39: 1—10.

Wołoszyn, B. (1970): The holocen Chiropteran-Fauna from the Tatra-caves. Fol. Quatern. 35: 1—52.

Anschrift des Verfassers: Dr. Helmut Schaefer, 5062 Hoffnungsthal b. Köln, Im Kläfberg 22.

Mammalogische Notizen aus Kamerun

Von

M. EISENTRAUT, BONN

Während einer zusammen mit Herrn Dr. W. Böhme im Januar/Februar 1973 unternommenen 3wöchigen Reise nach Kamerun wurden für je eine Woche die Orte Mora in Nord-Kamerun, Kribi in Süd-Kamerun und Victoria in West-Kamerun aufgesucht. Von diesen war mir von meinen früheren Reisen her nur das Gebiet von Victoria faunistisch gut bekannt. Wir waren daher bemüht, soweit es die Kürze der Zeit erlaubte, uns vor allem in Nord-Kamerun, das in einem völlig anderen Vegetationsgürtel als die südlichen Gebiete gelegen ist, einen Fauneneinblick zu verschaffen und herpetologisches, ornithologisches und mammalogisches Material zu sammeln.

Mora liegt im Nordzipfel von Kamerun, nur etwa 150 km südlich vom Tschadsee und unweit der Mandara-Berge im Westen. Das Landschaftsbild um diese größere Siedlung trägt — soweit nicht durch Kultivierung des Bodens verändert — den Charakter der Baum- und Dornbuschsavanne. Das Gebiet liegt mitten in der Sudanzone, die sich quer durch Afrika von Senegal bis Äthiopien und Kenia erstreckt und im Süden von der Guineazone, im Norden von der Sahelzone begrenzt wird. Einen Überblick über die einzelnen Vegetationsgürtel mit Angabe der charakteristischen Baum- und Strauchformen gibt Rosevear (1953).

Wie nicht anders zu erwarten, begegneten wir hier im Norden Faunenelementen, die meist völlig verschieden von denen sind, die ich auf meinen früheren Reisen in dem in den Guineawaldblock eingestreuten offenen Gelände oder auch in den aufgesuchten südlichen Gebieten der Guineasavannenzone gefunden hatte.

Beispiele hierfür sind unter den Reptilien *Chameleo basiliscus* und *Tarentola ephippiata*, die beide hier etwa ihre südlichste Verbreitungsgrenze in Kamerun finden. Unter der Kleinvogelwelt findet sich nur der Kulturfolger *Passer griseus* im Norden wie im Süden in gleicher Form. Bei einigen Vogelarten sind es unterschiedliche Rassen, die im Norden und Süden auftreten (z. B. *Zosterops senegalensis senegalensis* — *Z. s. stenocricotus* oder *Pycnonotus barbatus goodsoni* — *P. b. gabonensis)* oder unterschiedliche, aber sehr nahe verwandte, gewissermaßen sich vertretende Arten (z. B *Turtur abyssinicus* — *Turtur afer*). In der Regel jedoch sind es völlig verschiedene Arten.

Das gleiche gilt auch für die uns hier im besonderen interessierenden Säugetiere. Großsäuger wurden von uns nur in dem von Mora aus aufgesuchten Waza-Nationalpark in relativ geringer Individuenzahl beobachtet: Steppenelefant, Giraffe, Pferdeantilope, Defassa-Wasserbock, Leierantilope, Rotstirngazelle. Ein Trupp Anubis-Paviane wurde auf der Fahrt von Garoua nach Mora zwischen Felstrümmern am Fuß eines kleinen Berges gesehen. Einige Male kamen auch kleine Verbände von Husarenaffen zur Beobachtung.

Bei den im Gebiet von Mora vorkommenden Kleinsäugern handelt es sich um typische Savannenbewohner. Leider stoßen wir bei der Determinierung der Nager immer wieder auf taxonomische Unklarkeiten und unerwartete Schwierigkeiten, die erst durch eine eingehende Neubearbeitung beseitigt werden können, so daß zunächst von einer genaueren Art- oder Rassenangabe Abstand genommen werden muß. Es wurden folgende Arten gesammelt:

Erinaceus (Atelerix) albiventris. Ein jugendliches Exemplar, dessen Zähne noch keine Spur von Abnutzung zeigen, erhielten wir von Einheimischen und konnten es einige Tage lebend erhalten. Die Berechtigung der zahlreichen aufgestellten Rassen wird von Corbet (1968) in Zweifel gezogen.

Eidolon helvum helvum. Eine kleine Schlafgesellschaft dieses über weite Gebiete Afrikas verbreiteten, hauptsächlich aber in Waldgegenden vorkommenden Flughundes wurde in einigen hohen belaubten Bäumen innerhalb der Ortschaft Mora beobachtet. Es ist schwer verständlich, woher die Tiere in dieser Savannengegend während der trockensten Zeit des Jahres ihre Fruchtnahrung erlangen. Das gleiche gilt für die folgende Art.

Epomophorus gambianus gambianus. In der gleichen Baumgruppe, in der die Schlafgesellschaft von *Eidolon* beobachtet wurde, hielten sich auch einige Exemplare von *E. gambianus* auf. Das Gaumenfaltenmuster spricht klar für diese Art und nicht für die von Aellen aus dem weiter südlich gelegenen Gebiet der Garoua-Region beschriebenen Art *Epomophorus rei. Gambianus* dürfte ein ausgesprochener Bewohner von Baumsavannen sein. Bei einer gewissen äußerlichen Ähnlichkeit von *E. gambianus* mit *Epomops franqueti* sind ältere Angaben über das Vorkommen der erstgenannten Art im Gebiet des Guineawaldblocks mit größter Vorsicht zu beurteilen. In den West-Kameruner Waldgebieten habe ich selbst *gambianus* nie angetroffen (vgl. auch Aellen 1952).

Taterillus sp. Die bei Mora nicht seltene Art wurde nach ihren morphologischen Merkmalen von mir aufgrund der Angaben von Rosevear (1969) als *gracilis* bestimmt. Jedoch haben die von Prof. Petter und seinen Mitarbeitern im Musée National d'Histoire Naturelle, Paris, an einigen lebend mitgebrachten Exemplaren vorgenommenen und noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen des Karyotyps abweichende Chromosomenzahlen, darüber hinaus auch serologische Unterschiede ergeben, so daß zunächst die Artzugehörigkeit offenbleiben muß. Mit diesen Feststellungen ist *Taterillus* ein weiteres Beispiel dafür, wie wichtig es sein kann, bei der Artdetermination auch die cytologischen und serologischen Gegebenheiten heranzuziehen.

Arvicanthis niloticus. Die bei Mora gesammelten Stücke würden nach der von Rosevear (1969) gegebenen Bestimmungstabelle zu der Rasse *testicularis* gehören, doch muß eine endgültige subspezifische Determination der Bearbeitung des gesamten Rassenkreises überlassen bleiben.

Lemniscomys barbarus. Diese Art vertritt gewissermaßen in den nördlichen Teilen Kameruns die in den weiter südlich gelegenen Savannengebieten lebende Art *Lemniscomys striatus.* Nach Rosevear (1969) würden die Mora-Stücke zu der Rasse *nigeriae* gerechnet werden müssen.

Mastomys sp. Es liegt mir nur ein Exemplar von Mora vor, das noch nicht voll erwachsen ist und oberseits ein einheitlich mittelgraues Fell besitzt. Nach der von Dr. Hubert (Paris) vorgenommenen Determination gehört es nicht zu der großen Form *erythroleucus,* sondern zu einer kleineren, noch unbenannten Form.

Der Aufenthalt in Kribi, einem bekannten Süd-Kameruner Küstenort, brachte die Bekanntschaft mit einigen besonderen Faunenelementen, denen ich in West-Kamerun nicht begegnet bin.

In den zum Teil noch weitgehend primären Charakter tragenden Niederungswäldern des Hinterlandes von Kribi kommt nach zuverlässigen Berichten von Einheimischen der Gorilla vor. Bei einer Bootsfahrt sahen wir in den Uferbäumen des Kjenke-Flusses Zwergmeerkatzen *(Miopithecus talapoin),* die sich im Gegensatz zu anderen Meerkatzen durch ihre geringe Scheu vor den Menschen auszeichnen und von den mittleren Ästen neugierig zu uns herabblickten. Die nördliche Verbreitungsgrenze ist etwa der Sanaga.

Von den wenigen bei Kribi gesammelten Säugern seien folgende erwähnt:

Anomalurus derbianus erythronotus. Ein uns von einem einheimischen Jäger gebrachtes Exemplar gehört zu der unterguineischen Rasse *erythronotus* und zeigt die Farbmerkmale in sehr typischer Ausprägung. Von den drei Rassen *fraseri, nigrensis* und *erythronotus* zeigt letztere die lebhafteste und kontrastreichste Färbung. Besonders auffällig ist die gut ausgebildete weißliche Zeichnung auf dem Nasenrücken und unter und hinter den Ohren und die intensive kastanienbraune Fellfärbung, die sich vom Hinterkopf bis zum letzten Drittel des Rückens erstreckt. Diese Färbungen sind bei den beiden anderen Rassen weit weniger intensiv ausgebildet, wobei die West-Kameruner Rasse *nigrensis* zwar eine stärkere Variationsbreite von hellerer zu dunklerer Färbung erkennen läßt, aber im allgemeinen oberseits eine stärkere Grautönung besitzt, während die Inselrasse *fraseri* von Fernando Poo eine schwärzliche Färbung zeigt (vgl. Perret und Aellen 1956, Eisentraut 1963, 1973).

Funisciurus lemniscatus lemniscatus. Drei aus der Umgebung von Kribi gesammelte Stücke gehören der Nominatrasse an, deren nördliche Verbreitungsgrenze in Südkamerun der Sanaga ist. Die Art fehlt mit Sicherheit in West-Kamerun.

Leggada musculoides. Ein unmittelbar im Bungalow-Bereich bei Kribi gefangenes, über Nacht von Ameisen fast völlig zerfressenes Exemplar gehört dieser Art an, die nach Rosevear (1969) vom Gambia-River bis nach Süd-Kamerun verbreitet ist. Das Fehlen von *musculoides* in den küstennahen Gebieten von West-Kamerun, wo stellenweise *Leggada setulosa* nicht selten ist, dürfte wohl auf das Fehlen geeigneter Biotope zurückzuführen sein.

Die Küstenstadt Victoria in West-Kamerun wurde von uns hauptsächlich zwecks Erlangung einiger Flughundarten aufgesucht. In den im Botanischen Garten aufgestellten Japannetzen fingen sich, wie schon bei früheren Besuchen, folgende Arten, von denen einige biologische Notizen erwähnenswert erscheinen.

Epomops franqueti. Erstmalig wurde ein Weibchen der Art zusammen mit einem an der Zitze festgesaugten und im Fell mit den Fußkrallen verankerten Jungtier im Netz während der Nacht, also während des Nahrungsfluges, gefangen. Bei den sehr zahlreichen früheren Netzfängen, unter denen sich viele mehr oder weniger stark laktierende Weibchen befanden, waren diese stets allein ohne Jungtier. Das Junge des jetzt erbeuteten Weibchens war mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 70 und einer Unterarmlänge von 45 mm schätzungsweise 8—10 Tage alt. Die Seltenheit der Fänge von Weibchen mit angesaugtem Jungen spricht dafür, daß die Jungtiere nur relativ kurze Zeit nach der Geburt von der Mutter beim nächtlichen Nahrungsflug mitgeführt und offenbar dann bald in den Tagesruheplätzen zurückgelassen werden. Der Frage des Mitnehmens von Jungtieren durch das Weibchen während des Nahrungsfluges sollte in Zukunft ganz allgemein bei Chiropteren mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden.

Micropteropus pusillus. Die Art gewöhnt sich ausgezeichnet an die Gefangenschaftshaltung und wurde von mir in mehreren Exemplaren über ein Jahr gehalten. Die Tiere nahmen nur Bananenbrei an und lehnten heimisches Obst (Kirschen, Erdbeeren, saftige Birnen) ab.

Megaloglossus woermanni. Ein am 10. 2. gefangenes und näher untersuchtes Weibchen hatte in jedem Uterusschlauch einen Embryo. Es ist das erste Mal, daß ich bei dieser Art eine Zwillingsanlage beobachtet habe, während alle früher von mir untersuchten trächtigen Weibchen, 23 an der Zahl, stets nur einen Embryo enthielten. An sich ist das Vorkommen von Zwillingen bei normalerweise nur ein Junges gebärenden Arten nichts außergewöhnliches. Auffallend ist jedoch, daß bei der jetzt gefundenen Zwillingsanlage die beiden Embryonen eine sehr unterschiedliche Größe und entsprechend einen verschiedenen Entwicklungsstand aufweisen: Der größere Embryo ist bereits behaart und dürfte kurz vor der Geburt gestanden haben, der zweite dagegen ist nur halb so groß (Abb. 1), zeigt aber dabei einen völlig normalen Entwicklungszustand, wie ich ihn bei anderen, gleichweit entwickelten Embryonen der Art gefunden habe. Die Plazenta ist bei beiden Embryonen etwa gleich groß.

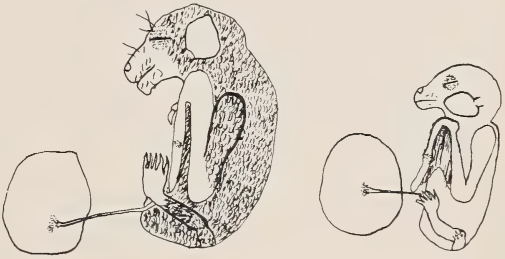


Abb. 1: Unterschiedlich weit entwickelte dizygote Zwillinge von *Megaloglossus woermanni*. Ca. 1,5 nat. Größe.

Eine Erklärung für das Auftreten von unterschiedlich weit entwickelten dizygoten Zwillingen könnte darin gesucht werden, daß es zu einer Superfedation, und damit zu einem zeitlich unterschiedlichen Entwicklungsbeginn gekommen wäre. Superfedation aber ist im Tierreich sehr selten und im vorliegenden Fall wohl kaum wahrscheinlich. Eine andere Erklärung wäre die Annahme einer verzögerten Implantation oder einer durch besondere Umstände eingetretenen Entwicklungsverzögerung des kleineren Embryos. Diese Möglichkeiten können hier nur kurz gestreift werden; eine Beurteilung der Frage muß einer eingehenderen, von berufener Seite vorgenommenen Untersuchung vorbehalten bleiben.

Eine weitere interessante, aber nicht mehr zu beantwortende Frage betrifft den Geburtstermin: Wäre bei der in Kürze zu erwarten gewesenen Geburt des älteren Embryos der kleinere Embryo gewissermaßen als Frühgeburt mitausgestoßen worden, oder wäre letzterer nach erfolgter Austragung bei einem zweiten Geburtsgang normal zur Welt gekommen?

Fernerhin sei im Hinblick auf die kürzlich erschienene Arbeit von Bergmanns und van Bree (1972) über Maßangaben bei dieser Art erwähnt, daß ich am gleichen Fundort ein voll erwachsenes Männchen mit gut entwickelter Halskrause fing, das sich durch auffallend geringe Körpergröße auszeichnet. Die Unterarmlänge beträgt nur 34,5 mm (gegenüber 37,3—43 mm bei 56 von mir gemessenen Stücken) und die Schädellänge nur 24 mm (gegenüber 25,3—29,0 mm).

Einige lebend gefangene Exemplare von *M. woermanni* nahmen ihnen vorgesetzten Mango- und Bananenbrei ohne weiteres an und wurden über eine Woche gehalten; sie überstanden auch den Transport nach Deutschland. Hier gingen sie nach wenigen Tagen wahrscheinlich infolge zu geringer Luftfeuchtigkeit in dem betreffenden Raum ein.

Zusammenfassung

Es wird über eine kleine Aufsammlung von Säugetieren aus der Sudanzone in Nord-Kamerun und aus dem Waldgebiet von Süd-Kamerun berichtet. Einige bemerkenswerte fortpflanzungsbiologische Beobachtungen an den beiden Flughundarten *Epomops franqueti* und *Megaloglossus woermanni* betreffen die bisher noch ungenügend geklärte Frage des Mitnehmens der Neugeborenen durch die Mutter während des nächtlichen Nahrungsfluges und das Auftreten von verschieden weit entwickelten dizygoten Zwillingen.

Schriftenverzeichnis

Aellen, V., (1952): Contribution à l'étude des Chiroptères du Cameroun. Mém. Soc. Neuchateloise Sc. Nat. 8: 1—112.

Bergmanns, W., and P. J. H. van Bree, (1972): The Taxonomy of the African Bat *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885 (Megachiroptera, Macroglossinae). Biologia Gabonica, Fasc. 3—4, p. 291—299.

Corbet, G. B., (1968): Lipotyphla: Erinaceidae and Potamogalidae. Preliminary Identification Manual for African Mammals 12. Smithsonian Institut, Washington.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Berlin und Hamburg.

— (1973): Die Wirbeltiere von Fernando Poo und Westkamerun. Bonn. zool. Mon. 3.

Perret, J.-L., et V. Aellen. (1956): Mammifères du Cameroun de la collection J.-L. Perret. Rev. Suisse Zool. 63: 395—450.

Rosevear, D. R., (1953): Checklist and Atlas of Nigerian mammals, Lagos.

— (1969): The rodents of West Africa. London.

Wurfgrößen griechischer Wühlmäuse (Microtinae)

Von

J. NIETHAMMER

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Die Gattung *Pitymys* zeichnet sich durch eine geringe Wurfgröße aus, der eine reduzierte Zitzenzahl entspricht. Als einzige europäische Art hat der griechische *P. thomasi*[1]) (= *P. atticus*) stets 6 anstelle von 4 Zitzen (Niethammer 1972). Die Vermutung liegt nahe, daß auch die Wurfstärke erhöht ist. Unterlagen zur Klärung dieser Frage konnten im März 1973 gesammelt werden. Wurfgrößenwerte für *Microtus arvalis* und *M. guentheri*, die bei dieser und einer früheren Reise im Juli/August 1971 anfielen, sollen hier zum geographischen und zeitlichen Vergleich ebenfalls besprochen werden.

1. *Pitymys thomasi*

Material: 1 ♂, 1♀ 12. 3. 1973 bei Arta/Epirus; 22 ♂, 34 ♀ 16.—19. 3. 1973 westlich von Amfissa/Phokis; 2 ♂, 22. 3. 1973 bei Pelasvia, Phthiotis.

Zitzen: Bei 15 der 35 ♀ habe ich es ausdrücklich notiert und auch bei anderen gesehen, daß Brustzitzen vorhanden waren. Hingegen konnte ich das Fehlen dieses dritten Paares in keinem Falle feststellen. Das Vorkommen eines zusätzlichen Zitzenpaares scheint danach bei *P. thomasi* konstant und nicht wie bei *P. savii* innerartlich variabel zu sein. Die vorderen Zitzen dürften mindestens so funktionstüchtig wie die caudalen, bei anderen Arten allein vorhandenen sein. So wog bei einem frischtoten ♀ das vordere Paar Milchdrüsen 0,5 g. Bei dem in Alkohol konservierten ♀ von Arta mit 6 etwa halb ausgereiften Embryonen wog das Milchdrüsengewebe der linken Körperseite der Brustzitze 0,12 g, der oralen, inguinalen Zitze 0,12 g, der caudalen, inguinalen Zitze 0,08 g.

Wurfgröße: Tab. 1 gibt die Verteilung von 20 Sätzen wieder, die alle aus dem März 1973 stammen und mit Ausnahme eines Gefangenschaftswurfes auf dem Transport (3 Junge eines ♀ bei Amfissa) nur Embryonensätze enthalten.

---

[1]) Ein Vergleich mit den Daten bei Petrov und Kratochvil legt die Konspezifität des jugoslawischen *P. thomasi* mit *P. atticus* nahe (Niethammer, im Druck).

Tab. 1: Embryonenzahlen bei *Pitymys thomasi*, Griechenland, März 1973, 20 Sätze.

Zahl Embryonen	2	3	4	5	6	7	8	Summe	x	s
Resorptionsstadien eingeschlossen	—	4	6	3	4	2	1	97	4,85	—
ohne Resorptionsstadien	1	4	7	3	2	2	1	89	4,45	1,58

Danach ist die mittlere Embryonenzahl bei Ausschluß aller Resorptionsstadien 4,45, die Höchstzahl in einem Satz 8. Beide Werte sind für *Pitymys* ganz ungewöhnlich hoch. So ist bereits die Zahl 5 das selten erreichte Maximum unter etwa 250 publizierten Wurfgrößen (Niethammer 1972, Tab. 2). Bis zu 7 Junge sind lediglich für *P. subterraneus ucrainicus* festgestellt worden (nach Nowikow und Petrow 1953, s. Grummt 1960). Der Mittelwert 4,45 ist auf dem 0,5 ‰-Niveau signifikant höher als 3,4, ein Wert, der bei *Pitymys* bisher mit Ausnahme von *ucrainicus* in keiner Population als Mittel erreicht oder überschritten wurde. Die Frage, ob *P. thomasi* mehr Junge pro Wurf hat als andere Arten, ist also zu bejahen.

Einseitige Belegung: In 5 von 18 registrierten Fällen war ausschließlich ein Uterushorn belegt, wie die folgende Übersicht zeigt:

Tab. 2: Verteilung einseitiger Belegung in 5 unter 18 Embryonensätzen von *P. thomasi*, Griechenland, März 1973.

Zahl Embryonen je Wurf		3	4	5	6	7	8
Zahl der Würfe insgesamt		3	6	2	4	2	1
davon mit einseitiger Belegung		1	3	1	—	—	—
Wahrscheinlichkeit einseitiger Belegung	(%)	25	12,5	6,3	3,1	1,6	0,8

Beschränkung aller Embryonen eines Satzes auf ein Uterushorn kommt häufiger vor, als rein zufällig zu erwarten wäre, obwohl das Gegenteil plausibler wäre. Um festzustellen, ob einseitige Ovulation oder einseitiger Ova-Verlust die Ursache ist, wurde der krasseste Fall von linksseitig 5 Embryonen (Eikammern mit etwa 5 mm Durchmesser) histologisch untersucht. Corpora lutea in der den Embryonen entsprechenden Zahl fanden sich nur im linken Ovar, im rechten fehlten Gelbkörper. 3 leichte Verdickungen des rechten Uterushornes gehen auf eine an der mesometrialen

Seite verstärkte Uteruswand zurück, in die zahlreiche Riesenzellen eingelagert sind. Offenbar handelt es sich um Plazentanarben eines früheren Wurfes. In diesem Falle hatte also ausschließlich das linke Ovar Eizellen hervorgebracht.

5 Embryonen in einem Uterushorn bilden das Maximum im vorliegenden Material, das in drei Fällen erreicht wurde. Eine bestimmte Körperseite ist nicht bevorzugt. Bei 18 Sätzen saßen 49 Keime rechts, 42 links.

Resorption: In 5 der 18 Sätze von Amfissa fanden sich insgesamt 8 in Resorption begriffene Embryonen. Dieser Anteil ist hoch, verglichen mit Befunden aus der Literatur für andere Wühlmäuse: *Microtus arvalis* 5,5 % der Sätze (11 von 200, Stein 1952); *Clethrionomys glareolus* 9,3 % der Sätze und 2,1 % aller Embryonen (400 Embryonensätze, Zejda 1968). Stein nimmt eine Zunahme der Resorptionsrate bei hoher Siedlungsdichte an, und das könnte die Erklärung auch im vorliegenden Fall sein. Die Dichte von *Pitymys* bei Amfissa war so hoch, daß mühelos eine größere Serie gesammelt werden konnte. Der Boden der Olivenhaine war allenthalben mit frischem Grün bedeckt, das offensichtlich neben herabfallenden Oliven die Nahrung bildete. Eine Vorratskammer enthielt etwa 10 Grashalme und 7 Zwiebeln von Muscari, eine weitere 21 Oliven. Allerdings ist nicht ganz auszuschließen, daß eine Waldmaus die Früchte eingetragen hat, weil hier einmal auch ein *Apodemus sylvaticus* in einem *Pitymys*-Gang gefangen wurde. Überall, oft ohne Zwischenraum, bezeugten kleine Erdhügel die Gegenwart von *Pitymys*.

19 der 34 hier gefangenen ♀ waren trächtig, zumindest 10 weitere sehr klein und offensichtlich noch nicht geschlechtsreif (Tab. 3). Berücksichtigt man, daß frühe Gravidität nicht erkannt wurde, müssen alle geschlechtsreifen ♀ bei ohne Unterbrechung aneinandergereihten Würfen an der Fortpflanzung beteiligt gewesen sein. Das kleinste, trächtige ♀ hatte die folgenden Maße (in mm): Kopfrumpflänge 88, Hinterfuß 14, Condylobasallänge 21,8; Gewicht 22 g. Die anderen, gleichgroßen oder kleineren ♀ zeigten einen noch ganz unentwickelten Uterus.

Tab. 3: Kopfrumpflängen der bei Amfissa gesammelten *Pitymys thomasi* (4 lebend gefangene ♀ nicht berücksichtigt).

Kopfrumpflänge in mm	71 bis 80	81 bis 90	91 bis 100	101 bis 110	111 bis 120
gravide ♀	—	1	4	10	3
nicht gravide ♀.	2	6	2	2	—
♂	—	6	13	3	—

Die Population bei Amfissa steuerte vermutlich einer Übervermehrung zu, deren negative Auswirkung vielleicht eine bereits erhöhte Embryonensterblichkeit war. Als weiteres Anzeichen mag das deutliche, wenn auch nicht signifikante Männchendefizit zu werten sein (♂ nur 39 % aller Tiere). Im Gegensatz zur Übervermehrung der Feldmaus sind die noch erhalten gebliebenen ♂ aber keineswegs besonders groß, wie die Verteilung in Tab. 3 zeigt.

2. *Microtus guentheri*

Material: 3 ♂, 3 ♀, 20. 3. 1973, östlich Theben, Böotien.

Trotz gründlicher Suche fand ich nur an einem einzigen, grasbewachsenen Rain bei Theben Baue von *Microtus guentheri*. Alle 3 an dieser Stelle gesammelten ♀ waren trächtig mit 9, 9 (davon 1 in Resorption) und 11 Embryonen. Die wenigen Werte sind insofern bemerkenswert, als Ondrias bei 21 Sätzen von Tieren, die er von Dezember 1960 bis Februar 1961 im gleichen Gebiet gesammelt hatte, nur zwischen 4 und 8 Embryonen feststellte. Damals hatte allerdings ein Dichtemaximum geherrscht, und vermutlich wurden aus diesem Grund nur geringere Wurfstärken erreicht.

3. *Microtus arvalis*

Material: 7 ♂, 10 ♀, 30.—31. 7. 1971, östlich Elefteroupolis, Kavala; 1 ♂ 3. 8. 1971, Didimotichon, Evros; 5 ♂, 2♀, 1 ?, 11. 3. 1973, bei Joannina.

3 der 9 ♀ von Elerfteroupolis waren gravid (6, 6, 7 Embryonen). Am gleichen Ort grub ich ein Nest mit 7 nackten Jungen aus. Die beiden ♀ von Joannina waren ebenfalls trächtig (5 und 6 Embryonen). Aus den 6 Zahlen ergibt sich eine Spannweite 5—7 und ein Mittel 6,2. Der Durchschnitt ist dem für mitteleuropäische (Reichstein) und spanische (Niethammer und Winking) Feldmäuse ähnlich. Bei Joannina und Elefteroupolis waren die Feldmäuse lokal auf saftigen Wiesen und Luzernefeldern häufig, ohne die negativen Begleiterscheinungen einer Übervermehrung zu zeigen. Die griechischen Feldmäuse sind etwas größer als die mitteleuropäischen. Aus zwei Gründen wäre eine geringere Wurfstärke zu erwarten gewesen:

1. Eine andere, großwüchsige Unterart, *Microtus arvalis orcadensis,* hat weniger Junge pro Wurf.
2. Gemäß der geographischen Jungenzahlregel wäre eine Abnahme in Nordsüdrichtung anzunehmen.

Zusammenfassung

Wurfgrößen für drei griechische Arten von Microtinen werden angegeben:

1. *Pitymys thomasi* hat 2—8, im Mittel 4,5 Junge je Wurf (n = 19 Embryonensätze, 1 Wurf, alle Daten aus März 1973). Damit unterscheidet er sich deutlich

von allen übrigen europäischen *Pitymys,* deren mittlere Embryonenzahl bei 3 liegt.

2. *Microtus guentheri* hatte im März 1973 bei geringer Häufigkeit deutlich mehr Embryonen, als Ondrias (1965) bei hoher Populationsdichte im gleichen Gebiet gefunden hatte.
3. Die Wurfgröße griechischer *Microtus arvalis* entspricht der mitteleuropäischer und spanischer.

Summary

Litter sizes of three Greek Microtine species are recorded:

1. *Pitymys thomasi* has 2 to 8, on average 4,5 young per litter (n = 19 embryo sets, 1 litter, all data from March 1973). Its litter size is significantly higher than that of all other European *Pitymys* species being about three.
2. In March 1973 *Microtus guentheri* was rather scarce and had more embryos per litter at a place where Ondrias (1965) formerly had found much lower numbers during a period of high density of population.
3. The litter size of Greek *Microtus arvalis* is similar to that in Central Europe and Spain.

Literatur

Grummt, W. (1960): Zur Biologie und Ökologie der Kleinäugigen Wühlmaus *Pitymys subterraneus* de Sélys-Longchamps. Zool. Anz. 165: 129—144.

Niethammer, J. (1972): Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen. Bonn. zool. Beitr. 23: 49—60.

— : Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. Im Druck.

Niethammer, J., und H. Winking (1971): Die spanische Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908): Bonn. zool. Beitr. 22: 220—235.

Ondrias, J. C. (1965): Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. Mammalia 29: 489—506.

Reichstein, H. (1963): Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). Z. wiss. Zool. 170: 111—222.

Stein, H. W. (1952): Über Massenvermehrung und Massenzusammenbruch bei der Feldmaus. Populationsanalytische Untersuchungen an deutschen Kleinsäugetieren. III. *Microtus arvalis.* Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr. Tiere 81: 1—26.

Zejda, J. (1968): A Study of Embryos and Newborns of *Clethrionomys glareolus* Schreb. Zool. Listy 17: 115—126.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Jochen Niethammer, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Zoolog. Institut

Schädelmessungen an rheinischen Wald- und Schabrackenspitzmäusen

Von

JÜRGEN OLERT, Bonn

Zwillingsarten (sibling species, Mayr 1963) zählen bekanntermaßen zu den schwierigsten, oft aber auch interessantesten mammalogischen Untersuchungsobjekten. Schon bei der Artbestimmung können bei solchen nahe verwandten Arten Probleme entstehen, da morphologische Erkennungsmerkmale oft keine eindeutige Artdiagnose zulassen.

Neben dem Waldmaus-Zwillingsartenpaar *Apodemus sylvaticus* und *Apodemus flavicollis* sowie der Wasser- und Sumpfspitzmaus *(Neomys fodiens* und *Neomys anomalus)* gibt es im Rheinland ein weiteres Zwillingsartenpaar, von dessen Existenz man erst seit wenigen Jahren Kenntnis hat. Die Entdeckung dieses Artenpaares der von Linné 1758 beschriebenen Waldspitzmaus *(Sorex araneus)* und der Schabrackenspitzmaus *(Sorex gemellus,* Ott 1968) gelang mit Hilfe cytogenetischer Präparationstechniken.

Die Tatsache, daß in dem bisher als Waldspitzmaus eingestuften Tiermaterial aus dem Rheinland eine weitere Art, nämlich die Schabrackenspitzmaus enthalten ist, macht eine Revision des bisherigen Museums- und Sammlungsmaterials von *Sorex araneus* erforderlich. Frischfänge hingegen sind nach Möglichkeit cytologisch zu bestimmen. Leider fehlen bisher morphologische Kriterien, die eine exakte Artbestimmung ermöglichen, und daher ist bis jetzt fast nichts über die genauere Verbreitung und das Zusammenleben beider Arten in Mitteleuropa bekannt.

Die einzigen morphologischen Merkmale, die Ott (1968) bei der Beschreibung der Art *Sorex gemellus* zwischen Wald- und Schabrackenspitzmaus nannte, waren quantitativ. So zeigte er, daß die Waldspitzmaus aufgrund ihrer größeren Schädellänge die größere und aufgrund von Schwanzlängenunterschieden auch die langschwänzigere Art ist. In einer späteren Untersuchung zur Cytologie und Morphologie von Wald- und Schabrackenspitzmaus (Olert 1973) konnte ich neben den von Ott (l. c.) festgestellten Unterschieden in der Condylobasallänge ein zweites Schädelmaß (untere Zahnreihenlänge) finden, in dem sich beide Arten relativ unterscheiden. Schwanzlängenunterschiede konnte ich bei meinem rheinischen Material nicht nachweisen.

Während sich die Werte für die Condylobasallänge (CB-Länge) nach Ott (l. c.) und Olert (l. c.) stark überschnitten, fanden sich im Maß der unteren Zahnreihenlänge (UZR) bei meinen cytotaxonomisch bestimmten Tieren aus dem Rheinland keine Überschneidungen. Da jedoch die Menge des untersuchten Materials (*S. araneus* = 19 Tiere / *S. gemellus* = 29 Tiere) keine Gewähr für das Vorkommen von Extremwerten bieten konnte, nahm ich die gleichen Schädelmaße in einer weiteren Untersuchung an insgesamt 321 Schädeln von rheinischen Waldspitzmäusen ab, die zum größeren Teil aus der Sammlung des Museum Koenig in Bonn stammten, zum kleineren Teil auch aus eigenen Fängen herrührten (vgl. Olert 1969).

Da bei diesen Tieren keine cytotaxonomische Einstufung als wichtigstes und vor allem eindeutiges Kriterium zur Artdiagnose von *S. araneus* und *S. gemellus* erfolgt war, konnte natürlich nur die Gesamtvariation beider Arten zusammen geprüft werden. Rein theoretisch konnte jedoch zumindest bei der Häufigkeitsverteilung der besser trennenden UZR eine Gesamtverteilungskurve mit zwei Maxima erwartet werden.

Meßmethoden

Die CB-Länge wurde mit einer Schublehre gemessen, die eine Ablesung bis zu einem 20stel mm gestattete. Die untere Zahnreihenlänge nahm ich unter einem Stereomikroskop (Wild M5) mit Hilfe eines Meßokulars ab. Diese Meßmethode empfiehlt sich vor allen Dingen wegen der Kleinheit der Meßstrecke und der Möglichkeit der Projektion der Meßstrecke auf eine Meßebene. Messungen mit der Schublehre — ebenfalls unter dem Stereomikroskop — erbringen gleiche Resultate, die Handhabung ist jedoch umständlicher. Die hintere Meßbegrenzung ist durch die hintere Fläche der Krone des 3. Molars gegeben, wodurch dieser Meßpunkt relativ unabhängig von der Zahnabnutzung und damit dem Alter des Tieres ist. Vorderer Meßpunkt ist die Einbuchtung am Incisivus an der schräg nach unten und vorn zeigenden Ecke des Alveolarrandes von I_1 (vgl. auch Bühler 1964). Voraussetzung für eine exakte Messung ist ein fester Sitz der Molaren und des Incisivus in ihren Alveolen (vordere und hintere Meßbegrenzung siehe Abb. 1).

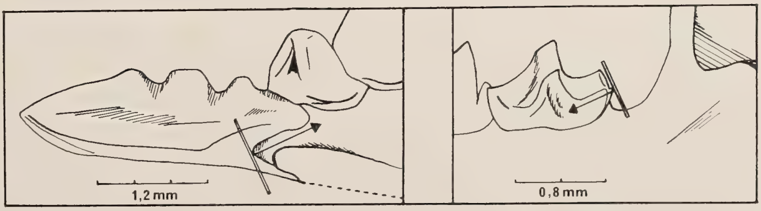


Abb. 1: Ausschnitt aus einer Mandibelansicht von innen. Der linke Teil der Abb. zeigt die vordere Meßbegrenzung am Incisivus (Pfeil nach rechts), der rechte Teil die hintere Meßbegrenzung am 3. Molaren (Pfeil nach links).

Ergebnisse

Die Häufigkeitsverteilung beider gemessener Größen ist in zwei Schaubildern dargestellt. In Abb. 2 (CB-Länge) ist nur ein Maximum erkennbar; das bedeutet, die Wertebereiche beider Arten überschneiden sich sehr stark. Dieser Befund ist eine weitere Bestätigung der Untersuchungen Otts (l. c.) und Olerts (1973). Ohne das Wissen, daß zwei Arten in der Gesamtverteilung enthalten sind, müßte man auf eine Normalverteilung in Form einer Gauß'schen Glocke schließen. Es ist daher nicht verwunderlich, daß frühere vergleichende Schädelmessungen keinerlei Anzeichen für das Vorkommen zweier Gesamtheiten erkennen ließen. Die Variationsbreite der CB-Längen-Werte übertrifft noch diejenigen Werte, die von Zimmermann (1966) für die Nominatform angegeben wurden:

S. a. araneus (nach Zimmermann 1966): CB 17,8 — 19,0 mm
S. araneus + *S. gemellus*: CB 17,2 — 19,7 mm

In der Häufigkeitsverteilung des Merkmals UZR (Abb. 3) treten jedoch zwei deutliche Maxima auf:

	S. araneus		*S. gemellus*
Maxima (in Abb. 3) zwischen:	5,60 u. 5,65	/	5,35 u. 5,40
Mittelwerte UZR (aus Olert 1973)	5,68		5,35

Bei meinen cytotaxonomisch eingeordneten Tieren traten bei *S. gemellus* keine Werte über 5,50 mm auf, bei *S. araneus* keine Werte unter 5,55 mm. Wenn man als Scheidewert denjenigen Wert bezeichnet, an dem der Anteil

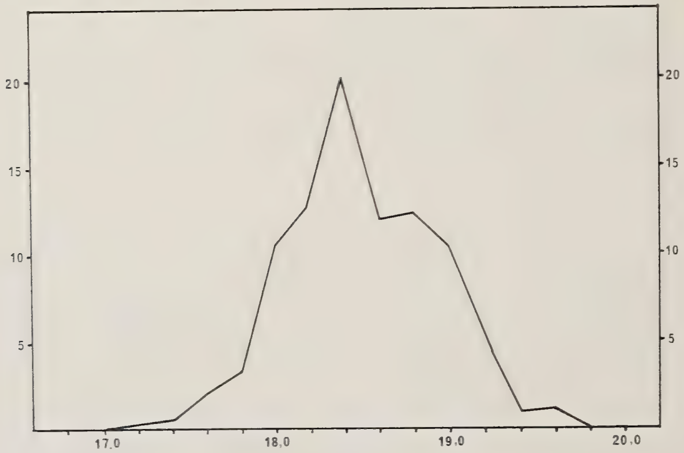
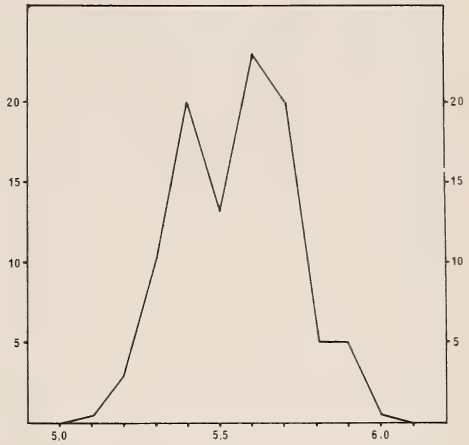


Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der Condylobasallänge. Abszisse: Klassenmitten in mm. Ordinate: Häufigkeit in Prozentwerten.

Abb. 3: Häufigkeitsverteilung der unteren Zahnreihenlänge. Abszisse: Klassenmitten in mm. Ordinate: Häufigkeit in Prozentwerten.



falsch bestimmter Tiere bei beiden Arten etwa gleich hoch ist, so müßte dieser Wert zwischen 5,50 und 5,55 mm liegen. Von den 321 gemessenen Tieren besaßen 21 Tiere eine UZR von 5,50 mm und 17 Tiere eine UZR von 5,55 mm. Etwa 12 % aller Tiere und ungefähr 6 % jeder Art liegen also in der unmittelbaren Umgebung des Scheidewertes, wenn man annimmt, daß die Normalverteilungen beider Arten die gleichen Standardabweichungen aufweisen.

Diskussion

Nach Abb. 3 verteilen sich ungefähr 55 % aller untersuchten Individuen auf die Art *S. araneus* und 45 % auf die Art *S. gemellus*. Das heißt, von jeder Art sind mindestens hundert Tiere im Untersuchungsmaterial enthalten. Da die Häufigkeitsverteilung eines Merkmals, wenn sie auf mindestens 100 Individuen einer zufälligen Stichprobe basiert, der wirklichen Ver-

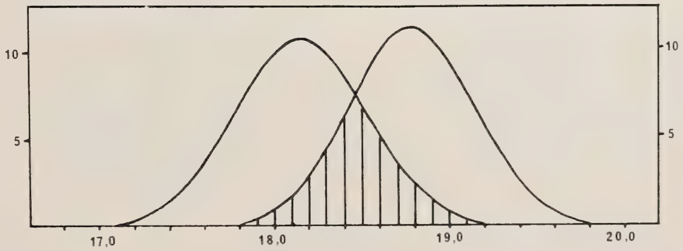


Abb. 4: Theoretische Normalverteilung der Condylobasallänge. *S. gemellus* linke Kurve, *S. araneus* rechte Kurve, Überschneidungszone schraffiert. Koordinaten wie in Abb. 2.

teilung sehr nahe kommt, wurden die Häufigkeitsverteilungen aus Abb. 2 und Abb. 3 zur besseren Anschaulichkeit als theoretische Normalverteilungen (in Abb. 4 und 5) dargestellt. Die Standardabweichungen der Normalverteilungen für beide Arten wurden Olert (1973) entnommen, die Festsetzung der Mittelwerte erfolgte teils aufgrund der Werte aus den beiden Häufigkeitsverteilungen, teils aufgrund der Mittelwerte aus der gleichen Arbeit.

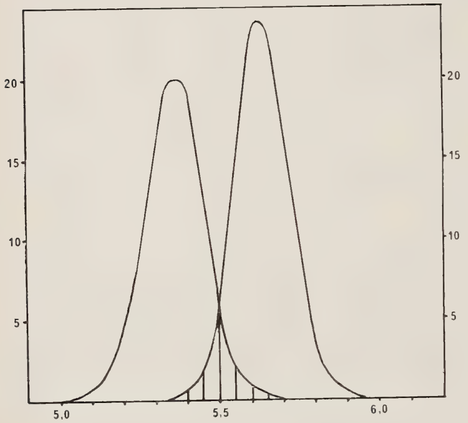


Abb. 5: Theoretische Normalverteilung der unteren Zahnreihenlänge. *S. gemellus* linke Kurve, *S. araneus* rechte Kurve. Koordinaten wie in Abb. 3.

Insgesamt kann aus den bisherigen Schaubildern (Abb. 2—5) folgendes geschlossen werden:

1. Eine Artentrennung allein aufgrund der Schädellänge dürfte nur in wenigen Fällen möglich sein, nämlich dann, wenn es sich bei den untersuchten Tieren um Exemplare mit extrem hohen oder extrem niedrigen Werten für die Schädellänge handelt. Eine eindeutige Zuordnung allein anhand der UZR dürfte in etwa 50 % aller Fälle gelingen.

2. In einem Bestimmungsschlüssel ausgedrückt würde dies folgendermaßen lauten (in Klammern jeweils die Werte des Bestimmungsschlüssels aus Olert [1973]):

   CB-Länge 17,80 mm oder kleiner (kleiner 17,90 mm) ...... *S. gemellus*
   CB-Länge 19,20 mm oder größer (größer 18,90 mm) .... *S. araneus*
   UZR 5,30 mm oder kleiner (kleiner 5,45 mm) .... *S. gemellus*
   UZR 5,70 mm oder größer (größer 5,65 mm) .... *S. araneus*

Ein Vergleich beider Bestimmungsschlüssel zeigt, daß mein früherer Bestimmungsschlüssel in drei Fällen erweitert werden muß. Bei einer Anwendung der Schlüssel in praxi muß man sich darüber im klaren sein, daß sie nur vorläufiger Art sein können.

Auch sollte der geographische Bereich zunächst auf das Rheinland beschränkt bleiben, da sich dort die Arten nach meinen bisherigen Untersuchungen am leichtesten unterscheiden lassen (im Gegensatz z. B. zum Wallis/Schweiz, wo beide Arten sowohl in der Färbung, als auch in den Schädelmerkmalen sehr stark angenähert sind; vgl. hierzu Olert 1973). Nimmt man eine geringe Fehlbestimmungsrate in Kauf, können die Grenzen der Bestimmung wesentlich enger gezogen werden.

Weiterhin kann die Fellfärbung (am besten, wenn die Tiere im Winterfell sind) als ein wichtiges Kriterium der Klassifizierung hinzugenommen werden. 1973 charakterisierte ich die Fellfärbung von *Sorex gemellus* wie folgt (vgl. auch Ott und Olert 1970):

1. Helle Bauchseite und Flanken, im Winterkleid fast weiß
2. Schabracke meist schmal, ohne erkennbaren Saum
3. Besonders im Winterkleid auffallender Hell-Dunkel-Kontrast.

Im Gegensatz dazu besitzt *S. araneus* meist eine breitere Schabracke und oft einen Saum zwischen Bauch- und Rückenfärbung (sogenannte Dreifarbigkeit); insgesamt ist der Kontrast zwischen Schabracke und Bauch- bzw. Flankenfärbung wesentlich schwächer ausgeprägt als bei *S. gemellus* (s. Abb. 6).

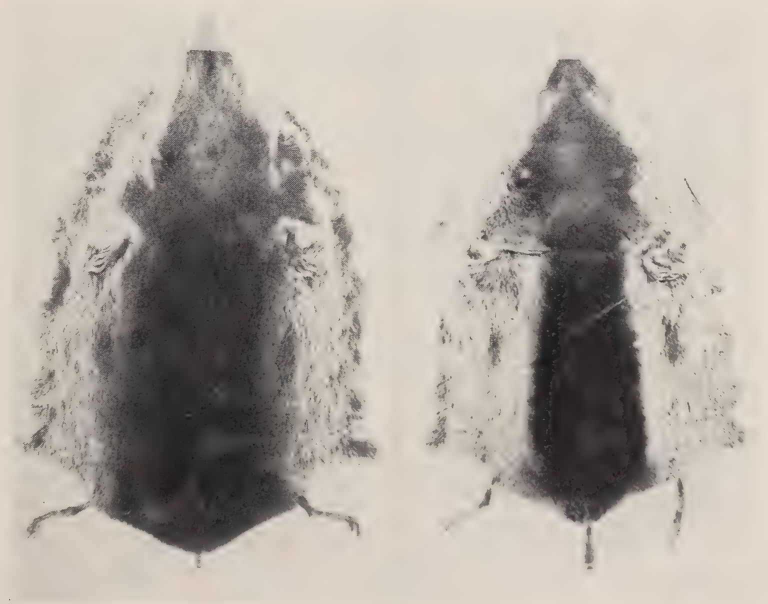


Abb. 6: Winterfelle von beiden Arten (*S. araneus* = linkes Fell); beachte bei *S. gemellus* den auffälligen Kontrast zwischen Bauch- bzw. Flankenfärbung und Schabracke.

Bei einer Abwägung aller drei genannten Faktoren, wie CB-Länge, UZR und Fellfärbung, dürfte in vielen Fällen (wahrscheinlich bis zu 75 %) eine eindeutige Zuordnung zu den Arten *Sorex araneus* und *Sorex gemellus* erfolgen können. Da es aber Populationen gibt, die z. B. die Fellfärbungsmerkmale sehr deutlich ausgeprägt haben, und andere, bei denen diese weniger gut ausgeprägt sind, dürfte der Anteil der eindeutig bestimmbaren Tiere in verschiedenen Biotopen unterschiedlich sein.

Zusammenfassung

Die Waldspitzmaus (*Sorex araneus* Linné, 1758) bildet zusammen mit der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* Ott, 1968) ein Zwillingsartenpaar. Die durch unterschiedliche Chromosomensätze gekennzeichneten Arten können eindeutig nur durch ihren Karyotypus unterschieden werden. Relative Unterschiede bestehen in der Schädellänge (Condylobasallänge) und der unteren Zahnreihenlänge (Ott 1968, Olert 1973), wobei die Waldspitzmaus die Art mit den größeren Maßen ist.

Um die Variationsbreiten beider Schädelmerkmale von beiden Arten an einem größeren Material zu prüfen, wurden insgesamt 321 Schädel rheinischer Waldspitzmäuse vermessen (unter die Bezeichnung Waldspitzmaus wurde bisher auch die Schabrackenspitzmaus eingestuft). Die Ergebnisse sind in einem vorläufigen Bestimmungsschlüssel zusammengefaßt. Auf Charakteristiken der Fellfärbung, besonders des Winterkleides von *S. gemellus*, wird am Schluß kurz eingegangen.

Summary

The species *Sorex araneus* Linné, 1758 and *Sorex gemellus* Ott, 1968 form a pair of sibling species (Mayr 1963) characterized by distinct chromosome complements. Investigations of Ott (1968) and Olert (1973) established two morphological characteristics of the skull (condylobasallength and mandibular tooth row), in which both species were relatively different. Both skull measurements were tested for their variability on 321 common shrews trapped in the Rhineland and the results condensed in a provisional key. Finally some characteristics of the coat colour, especially of the winter pelage of *Sorex gemellus*, are described.

Literaturverzeichnis

Bühler, P. (1964): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln. Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. Z. Säugetierkunde 29: 65—93.

Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. Harvard Univ. Press., Cambridge.

Olert, J. (1969): Fellzeichnung und Größe rheinischer Waldspitzmäuse (*Sorex araneus*) (Mamm.-Insectivora). Decheniana 132,1: 123—127.

— (1973): Cytologisch-morphologische Untersuchungen an der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* Linné 1758) und der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* Ott 1968). Veröff. Univ. Innsbruck, Alpinbiologische Studien 76,V: 1—73.

Ott, J., (1968): Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* Linnaeus 1758 in der Schweiz (Mammalia, Insectivora). Rev. Suisse Zool. 75,1: 53—75.

Ott, J., und J. Olert (1970): Färbungsunterschiede zwischen *Sorex araneus* Linnaeus 1758 und *Sorex gemellus* Ott 1968. Rev. Suisse Zool. 77,2: 283—291.

Renner, E. (1970): Mathematisch-statistische Methoden in der praktischen Anwendung. Paul Parey, Hamburg-Berlin.

Zimmermann, K. (1966): Exkursionsfauna von Deutschland, Abt. Säugetiere, Mammalia. Volk und Wissen, Berlin.

Anschrift des Verfassers: Dr. Jürgen Olert, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, 5300 Bonn, Adenauerallee 150—164.

Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig

Die Flügellänge der Mehlschwalbe: Altersabhängigkeit, Geschlechtsunterschied und Vergleich zweier Populationen

Von

GOETZ RHEINWALD, Bonn

Clancey (1950) hat die Rassen der Mehlschwalbe *(Delichon urbica)* in Europa und Nordafrika untersucht. Nach seinen Angaben haben nordafrikanische Populationen *(D. u. meridionalis)* eine Flügellänge von 100 bis 107 mm ($\bar{x} = 104{,}5$; n = 9), skandinavische *(D. u. urbica)* eine Flügellänge von 115—123 mm ($\bar{x} = 118{,}7$; n = 10). Mitteleuropäische Tiere *(D. u. fenestrarum)* vermitteln zwischen diesen Extremen (107—115, $\bar{x} = 110{,}0$; n = 50).

In dieser Arbeit soll untersucht werden, ob sich dieser Cline in der Flügellänge auch in zwei relativ nahe beieinander beheimateten Populationen nachweisen läßt. Zudem soll analysiert werden, ob ein Geschlechtsdimorphismus nachweisbar ist und wieweit die Flügellänge altersabhängig ist.

Ich möchte hier die Gelegenheit nutzen, den vielen Helfern zu danken, ohne deren selbstlose Mitwirkung diese Freilanduntersuchung nicht möglich gewesen wäre. Mein besonderer Dank gilt Hans Gutscher, der seit 1961 die Rieter Schwalbenpopulation betreut und durch seine konsequente Beringung die Grundlage für die Untersuchung der altersabhängigen Veränderungen der Flügellänge geschaffen hat; er war mehrere Male auch beim Fang der Altvögel beteiligt. An freiwilligen Helfern wirkten die Herren F. Ostenrath, H. Schäfers, K. Schulze-Hagen, Dr. F. Krapp und Dr. W. Böhme bei Fang und Kontrolle mit. An Mitarbeitern des Zoologischen Forschungsinstituts und Museum A. Koenig waren die Herren R. Heiber, H. Kistner und L. Wiechers beteiligt. Dem Landschaftsverband Rheinland danke ich für die Bereitstellung der Gelder für die Beschaffung der Kunstnester. Ich habe ferner den vielen Hauseigentümern zu danken, die das Anbringen von Kunstnestern an ihren Häusern gestatteten.

Material und Methode

Populationen, Zeitraum und Fang

Riet (Stadt Vaihingen/Enz) liegt ca. 30 km NW von Stuttgart (nähere Angaben s. Rheinwald & Gutscher 1969 a). In Riet hängen 110 Kunstnester, die in den Jahren 1971—73 zu 80—90 % besetzt waren. In den umliegenden Ortschaften hängen insgesamt etwa gleich viel Nester, von denen jedoch nur 5—10 % besetzt wurden. Da fast nur Vögel aus Kunstnestern gefangen wurden, stammt der überwiegende Teil der untersuchten Mehlschwalben aus Riet selbst.

Im Raum zwischen Bonn und Euskirchen (hier kurz ‚Bonn' genannt) waren 1971 und 1972 nur die Orte Niederdrees, Morenhoven und Niederberg (incl. Gertrudenhof) mit Kunstnestern ausgestattet. 1973 kam eine große Zahl dazwischenliegender Orte dazu, von denen jedoch nur Dom-Esch, Ollheim, Schneppenheim und Klein-Vernich eine nennenswerte Besetzung aufwiesen. Der überwiegende Teil der hier untersuchten Vögel stammt vom Gertrudenhof (Gemeinde Erftstadt) und Gut Heege in Horchheim (Gemeinde Weilerswist). Die Entfernung zwischen Riet und dem Versuchsgebiet Bonn beträgt in der Luftlinie 260, in der Nord-Süd-Richtung 205 km.

In beiden Gebieten wurde 1971 bis 1973 fast ausnahmslos jeder Altvogel und jeder ausgewachsene Jungvogel, der erlangt werden konnte, gemessen und möglichst auch gewogen. In Riet geschah das Fangen in dazu unternommenen Exkursionen, die zeitlich so gelegt waren, daß möglichst alle Paare mindestens bis zur Bebrütung gelangt waren und in keiner Brut die Jungen älter als 18 Tage alt waren. 1971 und 1973 wurde nur bei der ersten Brut, 1972 bei erster und zweiter Brut gefangen. In Riet und Umgebung wurde beim Fang so vorgegangen, daß am Abend längere Zeit nach Dunkelwerden die Kunstnester (ausnahmsweise auch Naturnester) mit Flaschenkorken verschlossen wurden. Am nächsten Morgen kurz nach Hellwerden wurden die Nester heruntergenommen (Kunstnester vorsichtig geöffnet) und die Altvögel herausgeholt, beringt (bzw., bei vorhandenem Ring, abgelesen), gemessen, gewogen und freigelassen. Diese Methode ist bei Kunstnestern sehr effektiv, da fast kein Altvogel dabei entkommt und die Beziehung der Altvögel zum Brüten ganz eindeutig ist. Brutverluste treten kaum ein; nur beim Fang während einer Kälteperiode kann es passieren, daß Eier verlassen werden.

In Bonn wurden viele Altvögel während der wöchentlichen Brutkontrollen auf dem Nest gegriffen. Die meisten Fänge stammen jedoch 1972 und 1973 vom Gertrudenhof und 1973 vom Gut Heege in Horchheim. Diese Tiere wurden in Japannetzen vor der Brutkolonie gefangen. Hier ist der Bezug zum Brüten nicht eindeutig, was in der Geschlechtsbestimmung zu Fehlern führen kann. Die Beunruhigung der Kolonie ist auch hierbei gering.

Messen, Meßgenauigkeit

Es wurde stets der rechte Flügel gemessen, wobei durch Druck auf und gegen die Handknochen maximale Streckung angestrebt wurde (s. Kelm 1970). Abgelesen wurde auf einen Millimeter genau. Alle Messungen wurden von mir ausgeführt.

In 79 Fällen habe ich den gleichen Vogel im selben Jahr ein zweites Mal gefangen und gemessen, davon 63 in Riet. Dies gibt mir die Möglichkeit, meine eigene Meßgenauigkeit zu überprüfen. Es zeigt sich, daß ich bei der zweiten Messung des gleichen Flügels diesen 5mal 2 mm und 9mal 1 mm kürzer gemessen habe; 31mal stimmten die Messungen überein; dagegen wurde er 26mal 1 mm und 8mal 2 mm länger gemessen. Von diesen letzten 34 Fällen stammen allein 30 aus Riet, wo die

Vögel 1972 bei erster und zweiter Brut kontrolliert wurden. Diese Zusammenstellung zeigt, daß der methodische Fehler bei der Messung der Flügellänge — obgleich stets von der gleichen Person ausgeführt — rund einen Millimeter ausmacht (Differenz zwischen 1. und 2. Messung + 0,29 ± 1,01 mm).

Geschlechtsbestimmung

Bei (allen?) Singvögeln, bei denen beide Partner brüten, hat nur das Weibchen einen ausgeprägten Brutfleck. Dieser Unterschied ist bei brütenden Mehlschwalben sehr deutlich. Während beim Weibchen der Bauch vollständig nackt ist, hat das Männchen höchstens in der Mitte eine kleine nackte Stelle — sonst ist der Bauch kurz befiedert. Jedoch auch bei Brutvögeln kann es vorkommen, daß die Geschlechtsbestimmung nicht möglich ist, da manchmal Paare ganz zu Beginn der Brutzeit kontrolliert wurden, wenn der Brutfleck noch nicht ausgebildet war. Es gibt auch hin und wieder Einzelvögel, die in einem Nest ohne Nistmaterial angetroffen werden. Bei den mit Japannetzen in Horchheim und auf dem Gertrudenhof gefangenen Tieren könnten sich unter den Männchen auch einige Weibchen befunden haben, die eventuell nicht brüteten. Bei über tausend Vögeln mit sicher bestimmtem Geschlecht, die z. T. öfters wieder gefangen wurden, widersprach sich in keinem einzigen Fall die Geschlechtsbestimmung.

Altersbestimmung

Diesjährige Vögel sind eindeutig an grauer Kehle, grauem Brustband und grauen Flanken zu erkennen. Ihre innersten Armschwingen haben stets breite weiße Säume, die allerdings auch bei Altvögeln hin und wieder auftreten können; ihr Rückengefieder hat nur einen matt-stahlblauen Glanz. Es wurden nur Diesjährige gemessen, deren Handschwingen vollständig verhornt waren. Nach dem ersten Gefiederwechsel im Winterquartier (im Alter von einem halben Jahr) kann man nach äußeren Merkmalen nicht mehr verschiedene Altersklassen unterscheiden. Hier kann die Altersbestimmung nur bei nestjung-beringten Vögeln erfolgen. Da nur in Riet eine ausreichend große Anzahl nestjung-beringter Mehlschwalben existiert, sind alle Angaben über den Zusammenhang zwischen Alter und Flügellänge auf Riet beschränkt. Dem Altersaufbau der Rieter Population liegt eine durchschnittliche Adultmortalität von rund 50 % zugrunde (s. a. Rheinwald & Gutscher 1969 b). In Bonn sollte die Mortalität annähernd gleich sein, so daß der Altersaufbau sehr ähnlich sein dürfte.

Ergebnisse

Altersabhängigkeit der Flügellänge

Das Material zur Untersuchung dieser Frage ist noch nicht sehr groß. In Riet wurden im Verlauf von 3 Jahren nur 273 Flügellängen von Tieren mit bekanntem Alter gemessen. Dies sind z. T. auch die gleichen Tiere in aufeinanderfolgenden Jahren gewesen. In Tab. 1 sind die Mittelwerte (mit Standardabweichung und Anzahl) der Flügellängen nach Alter und Fang-

Tabelle 1: Altersabhängigkeit der Flügellänge in 3 aufeinanderfolgenden Jahren in Riet

	diesjährig	1jährig	2jährig	3jährig	4—9jährig
1971		109,11 ± 2,42 n = 36	109,91 ± 1,87 n = 11	108,17 ± 3,03 n = 18	108,00 ± 2,12 n = 9
1972	108,04 ± 2,16 n = 51	108,73 ± 2,10 n = 33	109,19 ± 2,36 n = 21	107,50 ± 0,58 n = 4	107,50 ± 2,20 n = 8
1973		108,89 ± 2,30 n = 44	109,67 ± 2,35 n = 15	110,30 ± 3,77 n = 10	107,46 ± 2,03 n = 13
1971—73	108,04 ± 2,16 n = 51	108,91 ± 2,27 n = 113	109,51 ± 2,23 n = 47	108,75 ± 3,22 n = 32	107,63 ± 2,04 n = 30
	d = 0,87 t = 2,35 P < 0,02	d = 0,60 t = 1,54 P > 0,2	d = 0,76 t = 1,16 P > 0,2	d = 1,12 t = 1,64 P < 0,1	

jahr aufgeschlüsselt. Die Tiere mit einem Alter von 4—9 Jahren müssen dabei zusammengefaßt werden, da hier nur ein geringes Material vorliegt.

Betrachten wir zunächst die Standardabweichungen, so sehen wir, daß diese in den verschiedenen Gruppen relativ einheitlich sind. Sie liegen fast stets etwas über 2 mm. Nur die 3jährigen haben etwas größere Standardabweichungen. Da die heterogene Altersklasse ‚4—9jährige' eine normale Standardabweichung zeigt, könnte man vermuten, daß sich die Flügellänge nach dem 4. Lebensjahr nicht mehr wesentlich ändert. Dieser Schluß kann falsch sein, da sich unter den 30 Flügellängen nur 12 von 5—9jährigen befinden. Bemerkenswert erscheint mir, daß auch die diesjährigen eine normale Standardabweichung aufweisen.

Vergleichen wir die Mittelwerte der verschiedenen Altersklassen innerhalb eines Fangjahres, so finden wir, daß fast immer die 2jährigen die längsten Flügel haben, während sowohl die 1jährigen als auch die 3jährigen Mehlschwalben kürzere Flügel besitzen, die mit zunehmendem Alter (4—9 Jahre) noch kürzer werden. 1973 hatten jedoch die 3jährigen die längsten Flügel. Die Diesjährigen machen im Winterquartier eine Vollmauser durch, so daß zwischen diesjährigen und 1jährigen ein Unterschied in der Flügellänge zu erwarten ist. Die Fänge des Jahres 1972 zeigen, daß tatsächlich die Diesjährigen noch kürzere Flügel aufweisen als die 1jährigen (s. a. Balen 1967, Blondel 1967). Insgesamt stellt sich der Zusammenhang zwischen Flügellänge und Alter so dar: die Handschwingen werden bei der ersten und zweiten Vollmauser länger, bei der dritten und vierten Vollmauser — und wahrscheinlich allen folgenden — verkürzen sich die Handschwingen, so daß die Flügellänge der 2jährigen Mehlschwalben am größten ist. Bei der Zusammenfassung der 3 Fangjahre kommt dieser Zusammenhang sehr gut zum Ausdruck. Nur die Differenz zwischen diesjährigen und 1jährigen, sowie zwischen 3- und 4—9jährigen, ist vielleicht signifikant.

Tabelle 2: Abhängigkeit der Flügellänge vom Alter bei vier Individuen

1jährig (1971)	2jährig (1972)	3jährig (1973)
109	110,5	108
107	110,0	109
111	110,5	112
109	110	110

In vier Fällen habe ich den gleichen Vogel als 1-, 2- und 3jährigen gefangen und gemessen. Tab. 2 zeigt die Veränderungen dieser 4 Individuen. Die Flügellänge der 2jährigen ist in den ersten 3 Fällen das Mittel aus den Messungen bei der ersten und zweiten Brut. Tab. 2 zeigt, daß es wohl insgesamt zutrifft, daß die Flügellänge bei den 2jährigen am größten ist. Diese Abhängigkeit der Flügellänge vom Alter ist aber wohl nicht ganz starr, so daß Ausnahmen in jeder Richtung möglich sind. Zur Ergänzung sei noch das Tier angeführt, das 7-, 8- und 9jährig gefangen wurde: seine Flügellänge wurde mit 105, 105,5 und 104 mm gemessen.

Obgleich die Differenzen bisher meist nicht sicherbar sind, meine ich aber doch, daß der Zusammenhang zwischen Alter und Flügellänge in der geschilderten Weise wirklich existiert, weil nämlich die drei Fangjahre fast übereinstimmend das gleiche Ergebnis zeigen. Auch nach Balen (1967) ist bei der Kohlmeise *(Parus major)* eine gewisse Tendenz erkennbar, daß die Flügellänge bei den 2jährigen (also nach der 2. Vollmauser) am größten ist.

Geschlechtsunterschied

Es sind alle Tiere berücksichtigt, bei denen das Geschlecht eindeutig bestimmt werden konnte. Ich habe alle Altersklassen (mit Ausnahme der diesjährigen) zusammengefaßt, weil innerhalb der Geschlechter die einzelnen Altersklassen gleich häufig vertreten sind. In Tab. 3 sind Männchen und Weibchen in Riet und Bonn nach Fangjahren getrennt dargestellt.

Die Weibchen sind zwar bei der Zusammenfassung der 3 Jahre in beiden Gebieten ein weniger größer als die Männchen. Der Unterschied ist jedoch

Tabelle 3: Flügellänge von Männchen und Weibchen in Riet und Bonn (Mittelwert, Standardabweichung und Anzahl)

	Riet		Bonn	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
1971	108,92 ± 2,42 n = 79	108,99 ± 2,38 n = 81	109,74 ± 2,02 n = 19	109,53 ± 2,09 n = 19
1972	109,09 ± 2,26 n = 82	109,45 ± 2,18 n = 85	109,42 ± 2,05 n = 38	109,79 ± 2,03 n = 34
1973	109,29 ± 2,78 n = 102	109,22 ± 2,54 n = 96	110,23 ± 2,88 n = 75	110,07 ± 2,34 n = 103
1971—73	109,12 ± 2,52 n = 263	109,22 ± 2,38 n = 262	109,92 ± 2,56 n = 132	109,94 ± 2,24 n = 156
1971—73	Männchen (Riet und Bonn) 109,39 ± 2,56; n = 395		Weibchen (Riet und Bonn) 109,49 ± 2,35; n = 418	
	d = 0,10 t = 0,60			

so gering, daß der t-Wert trotz des recht großen Materials von einem vertretbaren Signifikanzniveau (etwa P = 0,05) weit entfernt liegt. Bei den 6 möglichen Vergleichen (3 Fangjahre, 2 Orte) der Flügellänge haben 3mal die Männchen und 3mal die Weibchen die längeren Flügel. Meines Erachtens ist damit gezeigt, daß in beiden untersuchten Populationen kein Geschlechtsdimorphismus in der Flügellänge besteht. Wahrscheinlich gilt das für alle mitteleuropäischen Populationen von *Delichon urbica.*

Populationsunterschied

Es wurde gezeigt, daß es Unterschiede in der Flügellänge bei Mehlschwalben verschiedenen Alters gibt. Der Altersaufbau in beiden untersuchten Populationen ist wahrscheinlich aber sehr ähnlich. Zwischen den Geschlechtern bestehen keine Unterschiede. Es wurden darum alle Tiere (mit Ausnahme der diesjährigen) in den Vergleich einbezogen, gleichgültig ob Alter oder Geschlecht bekannt war. Tab. 4 zeigt das Gesamtmaterial, aufgespalten in die 3 Fangjahre.

In jedem der 3 Untersuchungsjahre waren die Rieter Schwalben deutlich kurzflügliger als die aus Bonn. Bei Zusammenfassung der 3 Fangjahre beträgt der Unterschied 0,73 mm; er ist hochsignifikant ($t = 4{,}12$, $P < 0{,}001$). In Abb. 1 sind die Flügellängen der beiden Populationen in Prozentkurven

Tabelle 4: Flügellänge der Mehlschwalbe in Riet und Bonn (Mittelwert, Standardabweichung und Anzahl)

	Riet			Bonn			d	t	P
	x̄	s	n	x̄	s	n			
1971	108,98	2,40	161	109,63	2,03	38	0,65	1,71	<0,1
1972	109,28	2,23	169	109,60	2,03	72	0,32	1,09	>0,2
1973	109,32	2,67	204	110,13	2,57	178	0,81	3,02	<0,01
1971—73	109,20	2,46	534	109,93	2,39	288	0,73	4,12	<0,001

dargestellt. Es ist sofort zu sehen, daß die Rieter Mehlschwalben kurzflügliger sind.

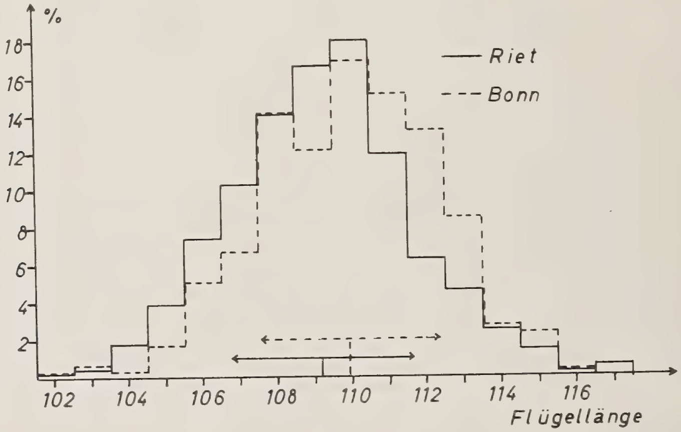


Abb. 1: Prozentuale Verteilung der Flügellängen von *Delichon urbica* in Riet und Bonn

1972 wurden in Riet 51, 1972 und 1973 in Bonn insgesamt 75 Diesjährige mit ausgewachsenem Flügel gemessen. Die Rieter maßen 108,04 ± 2,16, die aus Bonn 108,80 ± 2,56 mm. Die Differenz beträgt 0,76 mm und stimmt mit der der Altvögel fast vollständig überein.

Diskussion

Nach den bisher vorliegenden Daten wachsen offenbar den Mehlschwalben während der zweiten Vollmauser — also im Alter von eineinhalb Jahren — die längsten Flügel. Vermutlich schon in der dritten, sicher aber in der vierten Vollmauser sind die Flügel wieder kürzer. Über die Faktoren, die das Wachsen der Schwungfedern beeinflussen, ist meines Wissens nichts bekannt. Die im folgenden angedeuteten Zusammenhänge sind demnach Vermutungen.

Insgesamt scheint bei den Mehlschwalben die Flügellänge mit zunehmendem Alter ständig geringer zu werden. Es ist unbekannt, welche Faktoren diese ständige Verkürzung bewirken. Demnach wären eigentlich bei Einjährigen die längsten Flügel zu erwarten. Da dies offensichtlich nicht der Fall ist, habe ich nach einer plausiblen Erklärung gesucht. Ich gehe dabei von der Annahme aus, daß den jungen Mehlschwalben, wenn sie zum ersten Mal ins Winterquartier kommen, sicher noch viele Erfahrungen (besonders über günstige Futterquellen) fehlen. Sie können daher vermutlich noch nicht so viele Nährstoffe für eine optimale Federentwicklung bereitstellen, wie das erfahrene Artgenossen vermögen, und das könnte zur Folge haben, daß die Flügel in der ersten Vollmauser noch nicht ihre maximale Länge erreichen. Wenn aber das Lebensalter (und damit die Erfahrung) von Bedeutung für die Flügellänge ist, dann sollten Jungvögel, die aus einer Erstbrut stammen, als einjährige längere Flügel haben als solche aus Zweitbruten. Aus den Jahren 1971 bis 1973 konnte ich 92 Einjährige (Flügellänge 108,89 ± 2,34) aus Erstbruten (d. h. beringt vor dem 15. 7.) mit 21 Einjährigen aus Zweitbruten (109,00 ± 2,00) vergleichen. Die Tiere aus Zweitbruten hatten 0,11 mm längere Flügel — ein nicht-sicherbarer Unterschied. Offenbar hat also der Altersunterschied von rund 50 Tagen im Alter von ca. einem halben Jahr keinen Einfluß auf die Flügellänge gehabt.

Gibt es in der untersuchten Mehlschwalbenpopulation andere Prozesse, die wie die Flügellänge altersabhängige Veränderungen zeigen? Bei den nun 7jährigen Untersuchungen der Mortalität der Mehlschwalbe in Riet (s. Rheinwald & Gutscher 1969 b) gibt es keinen Anhaltspunkt dafür, daß die normale Mortalitätsrate vom Alter abhängig ist. Dagegen hatte sich gezeigt, daß bei der Spanne extrem ungünstiger Witterung, die Anfang Juni 1969 in Riet verheerende Folgen hatte (Rheinwald 1970), die Einjährigen nahezu keine Verluste erlitten. Mit zunehmendem Alter hatte sich dort eine erhöhte Auswirkung der Katastrophe ergeben. Dies würde gut mit der Abnahme der Flügellänge mit zunehmendem Alter übereinstimmen. Weiter wäre daran zu denken, daß die Gelegegröße mit zunehmendem Alter geringer wird. Das Material aus Riet zur Prüfung dieses Zusammenhanges dürfte inzwischen ausreichend sein, steht mir aber z. Z. nicht zur Verfügung und wurde auch von anderer Seite bisher nicht analysiert. Auch das Gewicht der Tiere könnte altersabhängig sein. In Riet gefangene Tiere mit bekanntem Alter ergeben folgende durchschnittliche Gewichte (mit Standardabweichung und Anzahl): diesjährige 17,95 ± 1,03 (51); 1jährige 17,67 ± 1,27 (88); 2jährige 17,33 ± 1,29 (39); 3jährige 17,68 ± 1,41 (20); 4—9jährige 17,51 ± 1,30 (25). Die Gewichte zeigen keinen Trend, der der Flügellänge parallel läuft. Es sei aber angemerkt, daß die Gewichte der Altvögel von sehr vielen Faktoren beeinflußt werden (Temperatur, Niederschlag, Brutzyklus und vieles mehr).

Bei vielen Singvogelarten gibt es signifikante Unterschiede in der Flügellänge zwischen Männchen und Weibchen. Es scheint aber die Regel zu sein, daß bei ausgeprägten Zugvögeln kein oder nur ein geringer Geschlechtsdimorphismus besteht (s. aber Blondel 1967, Niemeyer 1969). Die vorliegenden sehr großen Anzahlen ließen die Untersuchung dieser Frage interessant erscheinen. Bei den mitteleuropäischen Populationen läßt sich jedoch zeigen, daß keine signifikante Differenz existiert. Auch bei weiterer Vermehrung des Datenmaterials ist keine Signifikanz zu erwarten, da die t-Werte viel zu klein sind: bei gleichbleibender mittlerer Streuung (2,45) und Differenz (0,10) müßten bei einem Signifikanzniveau von $P = 0,05$ ($t = 1,96$) in jeder Population 4 347 Flügellängen gemessen werden.

Clancey (1950) gibt für 10 Tiere aus Skandinavien eine mittlere Flügellänge von 118,7 mm an. Er schreibt ferner „... from the northern limits ... mostly larger than 120 mm". Für die südlichsten untersuchten Tiere aus Nordafrika gibt Clancey bei 9 Tieren eine durchschnitliche Flügellänge von 104,5 mm an. Auf einer Strecke von rund 3 400 km besteht demnach eine Flügellängendifferenz von 14,2 mm; da alle Tiere von Clancey gemessen wurden, ist diese Differenz unabhängig von der Meßmethode. Der Cline in der Flügellänge beträgt also 0,414 mm je 100 km. Bonn liegt 205 km weiter nördlich als Riet; nach dem Nord-Süd-Cline sollte eine Differenz von 0,85 mm gefunden werden. Ich stellte zwischen Riet und Bonn eine Differenz von 0,73 mm fest. G. Diesselhorst und K. Greve machten Anfang der 60er Jahre eine Untersuchung über Flügellängen und Gewichte von Schwalben bei Braunschweig. Greve maß bei 114 Mehlschwalben zwischen Ende Juni und Ende Juli die Flügellängen. Aus dem angegebenen Zeitraum darf man entnehmen, daß nur Brutvögel anwesend waren [1]).

Über die Meßmethode liegen keine näheren Angaben vor. Die außerordentliche Variationsbreite (100—121 mm) und die hohe Standardabweichung (4,03) läßt vermuten, daß die Messungen größere Ungenauigkeiten beinhalten. Es darf daher der Aussage aus dem Vergleich der Mittelwerte von Braunschweiger Mehlschwalben und meinen Untersuchungen nicht sehr viel Gewicht beigemessen werden. Greve erzielte eine mittlere Flügellänge von 110,7 ± 4,03 mm. Braunschweig liegt 175 km weiter nördlich als Bonn, so daß nach dem Nord-Süd-Cline eine Differenz von 0,72 mm zu erwarten wäre; tatsächlich beträgt sie 0,77 mm.

Bei den Flügellängen-Unterschieden bestehen also gute Übereinstimmungen zwischen den untersuchten Populationen und dem Süd-Nord-Cline. Dagegen zeigt Abb. 2, daß in den Flügellängen selbst stets eine

---

[1]) Ich danke Herrn Dr. Diesselhorst für die Erlaubnis, die unveröffentlichten Daten hier verwenden zu dürfen.

Differenz von ca. 1 mm zwischen dem Cline nach Clanceys Angaben und den Populationsdurchschnitten existiert. Dies könnte durch unterschiedliche Meßmethoden (Streckung des Flügels, Balgmaterial — lebende Tiere) und auch durch die sehr kleinen Anzahlen bei Clancey bedingt sein. Darüber hinaus wurde hier die Frage der Flügellängendifferenz bei unterschiedlichen Meereshöhen nicht berücksichtigt. Vergleicht man die vorgelegten Zusammenhänge zwischen Flügellänge und Süd-Nord-Verbreitung mit den Ergebnissen von Blondel (1967), so zeigt sich bei der Mehlschwalbe eine erstaunliche Stetigkeit in der Veränderung der Flügellänge. Da man die Unterart *Delichon urbica fenestrarum,* die in Mitteleuropa lebt, im wesentlichen nur nach der Flügellänge von der nördlichen und der südlichen Form unterscheiden kann, sollte man — wie bereits Niethammer (1936) im Fall des Grünspechts verfahren ist — die mitteleuropäischen Populationen künftig nicht mehr als getrennte Unterart auffassen und den Namen *„fenestrarum* Brehm" zum Synonym von *„D. u. urbica* (L.)" machen.

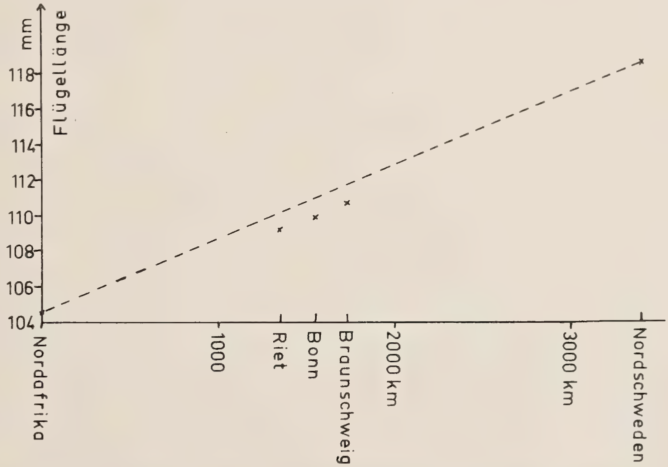


Abb. 2: Vergleich der durchschnittlichen Flügellängen von 3 mitteleuropäischen Populationen der Mehlschwalbe mit dem Süd-NordCline (gestrichelt) nach den Angaben von Clancey (1950)

In der Regel sind bei allen Vogelarten mit einer großen Nord-Süd-Verbreitung im Norden die Tiere langflügliger als im Süden (Blondel 1967; Hantge & Schmidt-Koenig 1958; Niethammer 1936; Salomonson 1928). Dies wird häufig so interpretiert, daß die nördlichen Populationen ja auch einen längeren Weg ins Winterquartier haben als die südlichen. Eine solche Deutung ist sicher zu einfach (s. a. Blondel 1967). So ist es kaum glaubhaft, daß sich bei einer Art wie der Mehlschwalbe, die jeden Tag auf der Futtersuche eine Wegstrecke von 200 bis 400 km zurücklegt (eigene Schätzungen), eine

Zugwegverlängerung von 1 000 km irgendwie in der Flügellänge ausdrücken sollte, selbst wenn man berücksichtigt, daß die Mehlschwalbe nicht gradlinig nach Süden ziehen kann: als Tagzieher muß sie während des Zuges Nahrung suchen und kann daher nur einen Teil ihres täglichen Flugweges als Zugstrecke nützen. Außerdem zeigen sich gleiche Flügellängenunterschiede auch bei Standvögeln.

Es darf als gesichert angesehen werden, daß die Unterschiede der Flügellänge zwischen nördlichen und südlichen Populationen genetisch fixiert sind und nicht etwa durch Modifikationen (z. B. über die Temperatur) in der Ontogenese jedes Individuums hervorgerufen werden (Blondel 1967, Mayr 1956). Bei der Mehlschwalbe wird dies m. E. besonders gut belegt: das Großgefieder aller Mehlschwalben wird im Winterquartier gewechselt. Daher mausern nördliche wie südliche Populationen unter nahezu identischen Bedingungen, selbst wenn die Populationen in Afrika getrennte Winterquartiere haben sollten.

Der Hauptgrund für die Verlängerung der Flügel nördlicher Populationen ist wohl in der Vergrößerung des Körpergewichts zu suchen (Bergmannsche Regel). Dies läßt sich bei den Mehlschwalben gut demonstrieren: so wogen Rieter Tiere (Daten von den gleichen Individuen, von denen auch die Flügellänge gemessen wurde) im Durchschnitt 17,25 ± 1,32 (n = 500), Bonner 18,56 ± 1,22 (n = 115); der Unterschied von 1,04 g ist hochsignifikant ($P < 0,001$). Eine Beobachtung von Herrn Oltmer, Oldenburg (briefl. Mitt. an Herrn Dr. Löhrl) zeigt dies ebenfalls. Oltmer stellte fest, daß Mehlschwalben bei Oldenburg nicht oder nur mit großen Schwierigkeiten durch die Einflugöffnungen der Kunstnester (Fa. Schwegler) passen; süddeutsche Tiere haben dabei keine Mühe. — Die Flächenbelastung (kg je m^2 Flügelfläche) darf sich aber nicht wesentlich verschlechtern, weil sonst die Flugfähigkeit des Vogels beeinträchtigt wird. Daher müssen die Flügel aller Vogelarten, die aufgrund einer ausgedehnten Süd-Nord-Verbreitung schwerer werden, nach Norden länger werden. — Mayr (1956) hat herausgestellt, daß bei gutfliegenden Zugvögeln kein Unterschied in der Flügellänge zwischen nördlichen und südlichen Populationen zu erwarten ist. Die Angaben von Clancey (1950) und diese Untersuchung zeigen aber, daß bei der Mehlschwalbe der Unterschied sehr groß ist (Zunahme um über 13 %). Es spielen offenbar noch weitere Faktoren, die wohl besonders in der „Gesamtbiologie" der Art (Blondel 1967) zu suchen sind, bei der Verlängerung der Flügel eine wesentliche Rolle.

Meines Erachtens hat sich bei dieser Untersuchung ein interessantes statistisches Problem besonders gut veranschaulichen lassen. Die Ablesegenauigkeit betrug nur einen Millimeter, der subjektive Meßfehler ± 1 mm. Hinzu kommt, daß beide Populationen eine Standardabweichung von 2,4 mm aufweisen. Trotzdem läßt sich die geringe Flügellängendifferenz von 0,73 höchstsignifikant sichern. Dies liegt daran, daß die Anzahl sehr groß ist und damit der mittlere Fehler des Mittelwertes $s_x = \frac{s}{\sqrt{n}}$ sehr gering wird. Da in beiden Populationen im gleichen Zeitraum von derselben Person gemessen wurde, sollte der Meßfehler auch gleich sein. Daher müssen vorhandene Unterschiede bei ausreichendem Umfang des Materials auch sichtbar werden. Abb. 1 zeigt sehr klar, daß zwischen beiden Populationen ein deutlicher Unterschied besteht. Dieser ergibt sich zwar nicht aus der Lage der Maxima, sondern vielmehr aus den Flanken der Verteilungen: unterhalb des Maximums liegen die Rieter Prozentwerte über den Bonnern, oberhalb des Maximums dagegen liegen sie darunter. — Es kann also gezeigt werden, daß auch Unterschiede, die kleiner als der Meßfehler sind, durchaus gesichert werden können und auch graphisch darstellbar sind.

Zusammenfassung

1971—1973 wurde in Riet (NW von Stuttgart) die Flügellänge adulter Mehlschwalben bei 534 Exemplaren, im gleichen Zeitraum westlich Bonn bei 288 Exemplaren gemessen. Bonn liegt in nördlicher Richtung 205 km von Riet entfernt. Die Bonner Tiere haben um 0,73 mm längere Flügel und dies entspricht fast genau dem Unterschied, der sich nach einem Süd-Nord-Cline errechnen läßt, der durch Clancey (1950) mit nur geringem Material für die Strecke Nordafrika–Skandinavien wahrscheinlich gemacht werden konnte. Es wird vorgeschlagen, die Unterart *Delichon urbica fenestrarum* (Brehm) zum Synonym von *D. u. urbica* (L.) zu machen. Die Gründe für den Süd-Nord-Cline der Flügellänge werden diskutiert.

Zwischen Männchen und Weibchen gibt es keinen signifikanten Unterschied in der Fügellänge. Dagegen läßt sich zeigen, daß 2jährige Mehlschwalben die durchschnittlich längsten Flügel haben; 1jährige und besonders diesjährige (ausgewachsene) Vögel sind kurzflügliger, ebenso 3jährige und besonders 4—9jährige Mehlschwalben.

Summary

The Wing Length of the House Martin *(Delichon urbica):* Correlation with age, Sex Dimorphism and Comparison of two Populations.

In Riet (NW of Stuttgart) 1971—1973 the wing length of adult House Martins at 534 specimens was taken. Near Bonn in the same period 288 wings were measured. The distance in northern direction between Bonn and Riet is 205 km. A most significant difference of 0,73 mm in the average wing lenght of the adults exists between Bonn and Riet. This difference agrees quite well with the difference calculated from a south-north-cline which Clancey (1950) found between North Africa and Scandinavia even with rather few specimens. It is proposed to make *Delichon* *urbica fenestrarum* (Brehm) a synonym of *D. u. urbica* (L.). The reasons for the south-north-cline of the wing length are discussed.

Males and females show no significant difference in the wing lenght. House Martins aged 2 years have on an average the largest wings. Yearlings and especially fullgrown fledgelings have shorter wings, as well as those of 3 and especially 4 to 9 years.

Literatur

Balen, J. H. van (1967): The significance of variations in body weight and wing length in the Great Tit, *Parus major*. — Ardea 55: 1—59

Blondel, J. (1967): Étude d'un cline chez le Rouge-queue à front blanc, *Phoenicurus phoenicurus phoenicurus* (L.): La variation de la longueur d'aile, son utilisation dans l'étude des migrations. — Alauda 35: 83—105, 163—193

Clancey, P. A. (1950): Comments on the indigenous races of *Delichon urbica* (L.) occurring in Europe and North Africa. — Bonn. zool. Beitr. 1: 39—42

Hantge, E., und K. Schmidt-Koenig (1958): Vom Herbstzug des Steinschmätzers (*Oenanthe oenanthe* L.) auf Wangerooge und Langeoog. — J. Orn. 99: 142—159

Kelm, H. (1970): Beitrag zur Methodik des Flügelmessens. — J. Orn. 111: 482 bis 494

Mayr, E. (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. — Evolution 10: 105—108

Niemeyer, H. (1969): Versuch einer biometrischen Analyse der Flügellänge Helgoländer Fitislaubsänger *(Phylloscopus trochilus)* unter Berücksichtigung des Einflusses von Alter, Geschlecht und Durchzugszeit. — Zool. Anz. 183: 326—341

Niethammer, G. (1936): Was ist *Picus viridis virescens* Brehm? — Orn. Mber. 44: 45—52

Rheinwald, G. (1970): Die Einwirkung der Witterungskatastrophe Anfang Juni 1969 auf die Mehlschwalben *(Delichon urbica)* verschiedener Altersklassen in Riet. — Vogelwelt 91: 150—153

Rheinwald, G., und H. Gutscher (1969 a): Dispersion und Ortstreue der Mehlschwalbe *(Delichon urbica)*. — Vogelwelt 90: 121—140

— (1969 b): Das Alter der Mehlschwalbe *(Delichon urbica)* in Riet. — Vogelwarte 25: 141—147

Salomonson, F. (1928): Die geographische Variation des *Phylloscopus trochilus* (L.). — J. Orn. 76: 451—461

Anschrift des Verfassers: Dr. Goetz Rheinwald, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164

Body Temperature of the Lammergeier *Gypaetus barbatus* (Aves: Accipitridae)

W. R. SIEGFRIED and P. G. H. FROST, Cape Town

Dedicated to Dr. H. Kumerloeve at the occasion of his 70th birthday

Introduction

Much information has been accumulated on avian body temperatures and thermoregulation. However, most of this information relates to small birds (Dawson and Hudson, 1970). Benedict and Fox (1927) reported body temperatures and metabolic rates for a number of birds weighing more than 1 kg but their method of measuring body temperature, by inserting a mercury thermometer into the cloaca, gives unreliable results due to stress induced thermogenesis. This problem has been largely overcome with the modern development of indwelling thermocouples, thermistors and miniature temperature transmitters. Moreover it is now possible to undertake continuous long-term monitoring of body temperatures.

One of the species investigated by Benedict and Fox (l. c.) was the Lammergeier *Gypaetus barbatus*. This is a bird predominantly of high mountains where extremes of temperature prevail. Sub-zero temperatures frequently occur, especially at night. Sunbirds (Nectariniidae) living permanently under these conditions at high altitudes in Africa have been found to have a diel temperature rhythm with nocturnal despressions of 5—17° C (Cheke, 1971). The significance of this hypothermic response is that the birds lose heat at a reduced rate; and the energy saved enables them to withstand better long periods of extreme cold. A similar diel temperature rhythm was reported by Heath (1962) for the large (2,200 g) Turkey Vulture *Cathartes aura*, though the nocturnal body temperatures averaged only 4° C lower than those recorded during the day. According to Heath (l. c.), the ability of the Turkey Vulture to regularly lower its body temperature during the night must constitute a favourable device for the saving of energy, especially when considering the variable nature of this scavenging species' food supply.

The Lammergeier is a specialist scavenger depending on bones and offal, though live prey may also be taken (Glutz von Blotzheim, Bauer and Bezzel, 1971). In nature the Lammergeier's food sources are liable to unpredictable fluctuations, and presumably food may not always be readily available. In the Drakensberg massif of South Africa, carrion placed near an observation hide attracted Lammergeiers only during the winter months. Birds did not come to the carrion during summer, presumably because weather conditions then made food finding easier. The high incidence of cold nights, long periods of inclement weather and the supposition that the species may have to cope with a fluctuating, sometimes precarious food supply, suggests that the Lammergeier might show a marked diel rhythm with depressed nocturnal body temperatures. This paper reports on the diel temperature cycle of a Lammergeier for which adverse thermal conditions or experimental stress were not complicating factors.

Methods and Results

The Lammergeier had been obtained locally as a full grown nestling, and had been kept captive for 12 months in a outdoor enclosure, about 2000 m^2 in area, at Ladybrand, South Africa (29°9'S, 27°29'E; 1,600 m above sea level). The bird appeared to be in good condition when examined by us; it weighed 3,400 g, 36 hours after having been fed.

During the experiment the bird was kept in a soundproof room with a natural photoperiod. Mean ambient temperatures during the period local sunrise (05.15 hr) to local sunset (18.35 hr) was 18.5 ± 0.2° C (all measures of statistical variation are ± one standard deviation). During the period local sunset to local sunrise the mean ambient temperature was 18.6 ± 0.2° C.

A solid partition separated the investigator and the temperature-recording apparatus from the bird which was provided with a floor-space area of three square metres. Body temperature was detected with a vinyl covered thermistor probe (YSI # 402) inserted six centimetres into the cloaca. The probe was held in position with surgical adhesive tape. A flat banjo type probe (YSA # 409) was taped directly against the skin under the feathers of the bird's back. These probes were connected to fine flexible cables which were taped to the bird's central tail feathers and led from there to a tele-thermometer (YSI model 47TD). The bird appeared to be undisturbed by the probes and cables, and moved freely over the space allocated to it. Measurements of ambient, cloacal and skin temperatures were made to the nearest 0.1° C at 15 minute intervals over an unbroken period of 24 hours commencing at 1800 hr local time. In addition, temperatures were monitored during the four hours preceding, and the four hours following, the experimental period. During the experiment, the bird was denied food and water which were last given 12 hours before observations commenced.

The results are given in Figure 1. The temperature varied with a monophasic 24 hr cycle between 38.1° C and 39.0° C. Mean cloacal temperature during this perios was 38.4° C. This is slightly below the 39.1° C predicted by the empirical equation $Tb = 14.3 W^{-0.09} + 32.2$ (where W is the body weight in grams), formulated on the basis of avian body weights by McNab (1966). Our value is also considerably lower than the mean figure of 39.7° C recorded for a 5,070 g Lammergeier by Benedict and Fox (1927). However, for reasons already stated, the latter value does not repesent a realistic measurement of normal body temperature.

Cloacal and skin temperatures recorded between the times of local sunrise and sunset averaged 38.6 ± 0.2° C and 21.4 ± 0.9° C respectiveley. Between the hours of local sunset and sunrise the corresponding temperatures aver-

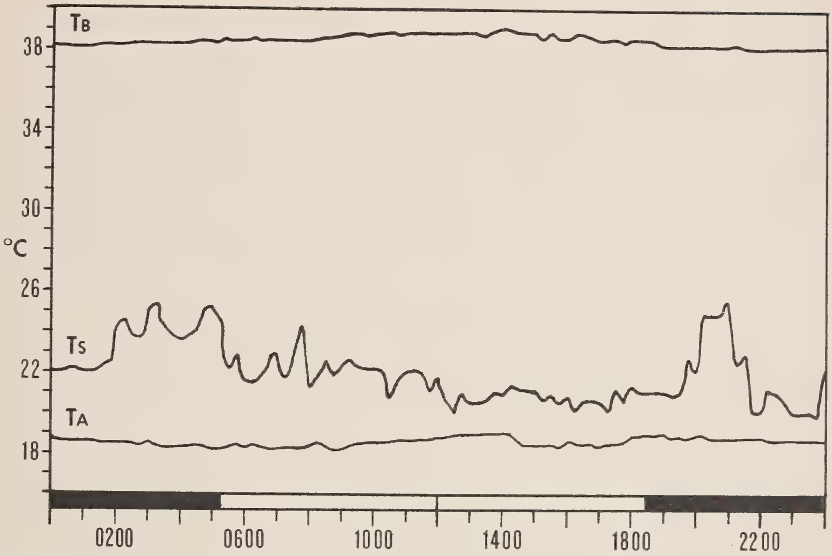


Figure 1. Cloacal (T_B) and skin (T_S) temperatures of the Lammergeier in relation to time of day and ambient (T_A) temperature.

aged 38.2 ± 0.1° C and 22.6 ± 1.8° C. Thus, cloacal temperatures averaged 0.4° C higher and skin temperatures 1.2° C lower during the day than at night. The difference between the means for day and night-time cloacal temperatures is statistically significant, ($t^2 = 16.59$, $n = 96$, $p < 0.001$). The difference between the means for day and night-time skin temperatures is less significant ($t^2 = 4.16$, $n = 96$, $p < 0.05$). Although the day/night differences in both sets of temperatures are statistically significant, it is clear that the amplitude of the daily cycle was small.

Discussion

Our findings indicate that under „normal" conditions the Lammergeier does not automatically undergo hypothermia at night. The possibility remains, however, that the Lammergeier may be capable of regulating its temperature below the level reported here when exposed to conditions of stress, resulting from sub-zero ambient temperatures and food shortage. Such a dual body temperature response has been shown by Lasiewski (1963) for hummingbirds (Trochilidae), where lowered body temperatures and concomitant entry into torpor was not a nightly occurrence but was dependent on the birds' available energy resources. However any advantage gained in the conservation of energy through lowered body temperature must be weighed against energy expended in rewarming the body to normal temperatures at the start of an active day. For a bird the size of a Lammergeier the rate of recovery is likely to be both slow and expensive.

Although figures for metabolic rate and thermal conductance were not obtained for the bird used in the present study, we extrapolated from the metabolic data provided by Benedict and Fox (1927) to arrive at estimates for those parameters needed in computing the metabolic credits and debits of hypothermia. In doing so we have undoubtedly sacrificed some accuracy, but we believe that the results are valid, and illustrate the principle stated above.

Consider therefore the following hypothetical situation: the normal body temperature (T_b) of the bird is 38.4° C; the basal metabolic rate (MR) is 45 kcal/kg bodyweight/day, or 1.88 kcal/kg/hr; and the thermal conductance (C) is estimated to be 0.1 kcal/kg/°C/hr. It is assumed that this value remains constant throughout. Applying these values to the equation

$$MR = C\,(T_b - T_a)$$

it becomes apparent that at ambient temperatures (T_a) below the zone of thermal neutrality (where the thermal conductance of the bird remains nearly constant) the saving in energy as a result of the 3° C drop in body temperature amounts to 0.3 kcal/kg/hr or for a 3.4 kg bird, 1.0 kcal/hr. If we are correct in our assumption that there will be no marked change in the thermal conductance below the zone of thermal neutrality, then, this energy saving remains constant irrespective of the ambient temperature. Taking the specific heat of the bird to be 0.83 kcal/kg/°C, the amount of energy required to raise the body temperature 3° C would be 8.5 kcal over and above the energy required for normal metabolic processes. To balance the debit incurred through having to rewarm the body, the bird would have to maintain reduced body temperatures for some 8.5 hours. To this must be added the time taken to enter into, and emerge from, hypothermia.

The apparently expensive rewarming process could be partly overcome through the use of an external source of heat. The significance of sunbathing as a supplement to metabolic heat has been appreciated only recently (see Ohmart and Lasiewski, 1971). The Lammergeier is a frequent sunbather. Lammergeiers, in nature and in captivity, have been observed to sit with wings spread and either back or front facing the early morning sun. In this connection the majority of Lammergeier roosting sites known to us face eastwards and receive sun first thing in the morning. Moreover Lammergeiers are early risers, and birds in captivity have been observed to move to a favoured perch and sit anticipating the sunrise. However, in the mornings the mountains are frequently shrouded in mist and cloud, and these conditions often persist for much of the day. Hence, conditions for sunbathing are unlikely to occur regularly enough for the bird to be able to depend on the behaviour as a supplement to metabolic heat for rewarming the body. Instead, sunbathing probably serves to supplement normal metabolic processes as and when conditions permit.

From this we postulate that in the Lammergeier selection has favoured the maintenance of a nocturnal body temperature at a level close to that which normally prevails during the day, because this strategy is likely to be metabolically less expensive than one involving recovery of body temperature from a nocturnal low point. the problem of coping with conditions of cold stress and unpredictable food supplies is more likely overcome through behavioural adaptations.

Lammergeiers typically roost and nest in potholes, clefts and small caves in cliff faces; the nest is lined with hair. In these situations the harsh environmental conditions of low ambient temperatures and high wind are to some extent ameliorated, probably providing a relatively equable microclimate. In captivity, Lammergeiers will creep into any corner or container big enough to contain them during the night. The birds actively seek out these nocturnal shelters. As far as is known, no other large African vulture or eagle indulges in similar behaviour.

The experimental Lammergeier went to sleep as soon as its room became dark, within an hour after local sunset. The bird typically adopted a prone position with its neck retracted and the ventral surfaces of the body resting flat on the ground. The legs and feet were drawn up into the ventral feathers, the head drooped sideways and the eyes were closed. The bird remained in the same position all night. The nocturnal rise in the skin temperature of its back was undoubtedly a consequence of the bird's quiescence and plumage arrangement. In effect, a shell of relatively still warm air surrounded the Lammergeier.

The plumage of the Lammergeier is apparently well adapted to the environment. The plumage consists of relatively large, broad and stiff, overlapping contour feathers which would serve admirably in protecting the bird from the wind. Indeed, when the bird indulges in body shaking the sound of ruffled feathers is clearly audible over 30 metres. Beneath the layer of contour feathers lies a dense layer of down. The total effect of this plumage is to prevent the outflow of heat and to protect the resulting shell of warm air from the disturbing effects of strong cold winds.

In conclusion, the Lammergeier apparently does not normally undergo moderate hypothermia at night. Instead it normally employs behavioural mechanisms for thermoregulation, resulting in conservation of energy. Its habit of sleeping in caves represents an adaptation for exploiting the most favourable microclimate available at night. The bird's sleeping posture, and its plumage arrangement involving covering of the naked appendages, enhances the effectiveness of body insulation and reduces the thermal gradient. Quantitative information is lacking to indicate the extent of the thermal amelioration afforded by the situations and conditions in which Lammergeiers spend the night.

Summary

This paper reports the diurnal body temperature cycle of a Lammergeier *Gypaetus barbatus* for which adverse thermal conditions or experimental stress were not complicating factors. Cloacal temperature varied with a monophasic 24 hr cycle between 38.1°C and 39.0°C. Cloacal temperatures averaged 0.4°C higher during the day than at night. The findings are examined in relation to certain aspects of the physiology, ecology and behaviour of the species. The Lammergeier does not normally undergo moderate hypothermia to conserve energy at night. The maintenance of a nocturnal body temperature at a level close to that which normally prevails during the daytime is likely to be less expensive energetically than the process of rewarming the body from a moderate nocturnal low point. The Lammergeier normally employs behavioural mechanisms for thermoregulation, resulting in conservation of energy. Its habit of roosting in caves or in its well-lined nest represent adaptations for exploiting the most favourable microclimate available. The bird's sleeping posture, and its plumage arrangement involving covering of the naked appendages, enhances the effectiveness of body insulation and reduces the thermal gradient.

Zusammenfassung

In der vorstehenden Arbeit wird der Rhythmus der täglichen Schwankungen der Körpertemperatur bei einem Bartgeier, *Gypaetus barbatus*, beschrieben. Bei den zugrunde liegenden Versuchen war Beeinflussung des Temperaturganges durch ungünstige Außentemperaturen oder versuchsbedingten Stress ausgeschaltet. Im 24stündigen Zyklus variierte die in der Kloake gemessene Temperatur zwischen 38,1 und 39,0° C; während des Tages war sie durchschnittlich um 0,4° C höher als in der Nacht. Die Ergebnisse der Untersuchung wurden zu gewissen Aspekten der Physiologie, der Ökologie und des Verhaltens des Bartgeiers in Beziehung gesetzt. Im Gegensatz zu verschiedenen anderen Vögeln zeigt der Bartgeier nachts keine Hypothermie; die Aufrechterhaltung einer nächtlichen Körpertemperatur, die in etwa mit der am Tage übereinstimmt, verursacht beim Bartgeier möglicherweise weniger Energieverlust als das Erwärmen des Körpers von einem nächtlichen Tiefpunkt auf die normale Tagestemperatur. Das Übernachten in Höhlen oder im gut ausgelegten Horst ist eine adaptive Eigenart, die es dem Bartgeier erlaubt, das günstigste zur Verfügung stehende Mikroklima auszunutzen. Während der Nacht tragen die Schlafhaltung und die Anordnung der Federn, die dann unbefiederte Körperteile bedecken, ebenfalls zu einer energiesparenden Wärmeregulierung bei.

Acknowledgements

We are extremely grateful to Dr. and Mrs. A. C. Jaques and Mr. and Mrs. B. de la Harpe for their help and hospitality. We thank Peter Steyn and Keith Cooper for contributing useful information. Financial support was provided by a grant from the University of Cape Town Staff Research Fund.

Literature

Benedict, F. G., and E. L. Fox (1927): The gaseous metabolism of large wild birds under aviary life. — Proc. Am. Phil. Soc. 66: 511-534.

Cheke, R. A. (1971): Temperature rhythms in African montane sunbirds. — Ibis 113: 500-506.

Dawson, W. R., and J. W. Hudson (1970): Birds — Comparative Physiology of Thermoregulation. I. (G. C. Whittow). New York.

Glutz von Blotzheim, U. N., K. M. Bauer und E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 4. Frankfurt.

Heath, J. E. (1962): Temperature fluctuation in the Turkey Vulture. — Condor 64: 234-235.

Lasiewski, R. C. (1963): Oxygen consumption of torpid, resting, active and flying hummingbirds. — Physiol. Zoöl. 36: 122-140.

McNab, O. K. (1966): An analysis of the body temperature of birds. — Condor 68: 47-55.

Ohmart, R. D., and R. C. Lasiewski (1971): Roadrunners: energy conservation by hypothermia and absorption of sunlight. — Science 172: 67-69.

Professor Dr. W. R. Siegfried, Mr. P. G. H. Frost
Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology, University of Cape Town, Rondebosch, Cape, South Africa.

Erstnachweis zweier Eidechsengattungen für die Türkei

Von

WOLFGANG BÖHME, Bonn

Der Tatkraft und Hilfsbereitschaft von Herrn U. Hirsch, Köln, verdankt das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK) eine kleine, aber kostbare Aufsammlung von Reptilien aus der Gegend von Birecik, SO-Anatolien. Herr Hirsch hatte sich hier von Januar bis Juli 1973 im Auftrage des World Wildlife Fund aufgehalten, um die in Birecik noch ansässige Brutkolonie des Waldrapps *(Geronticus eremita)* zu betreuen. Daneben konnte er sich noch Zeit zum Beobachten und Fangen von Reptilien nehmen, wobei ihn auch Herr W. Müller, Remagen, während eines sechswöchigen Aufenthaltes in Birecik unterstützte.

Das Material setzt sich zumeist aus lebend mitgebrachten Stücken zusammen, von denen eine Anzahl derzeit noch in den Terrarien der beiden Fänger lebt. Zum Teil ist es auch konserviert, in manchen Fällen auch lediglich durch allerdings sehr gute, an Ort und Stelle gemachte Photos belegt. Es enthält folgende Arten: *Mauremys caspica, Trionyx euphraticus, Hemidactylus turcicus, Phyllodactylus elisae, Agama ruderata, Eumeces schneideri, Mabuya aurata, Lacerta trilineata, Lacerta cappadocica, Acanthodactylus boskianus, Ophisops elegans, Varanus griseus, Typhlops vermicularis, Eirenis decemlineata, Coluber jugularis, Spalerosophis diadema, Elaphe hohenackeri* und *Natrix tessellata.*

Einige dieser Arten waren bislang nur nach Einzelstücken von türkischem Territorium bekannt, wie *Trionyx euphraticus* (Eiselt und Spitzenberger 1967: 373; Basoglu and Baran 1971: 106), *Varanus griseus* (Eiselt 1970: 344; Aktan 1971: 106) und *Spalerosophis diadema* (Eiselt l. c.: 347). Während *T. euphraticus* und *V. griseus* nach unseren neuen Unterlagen im Gebiet Birecik offenbar nicht so selten sind, konnte von *Spalerosophis diadema* das 2. und 3. türkische Belegexemplar mitgebracht werden. Eine ausführliche Darstellung des Gesamtmaterials, auch der wertvollen ökologischen Daten, wird von Herrn Hirsch und dem Verfasser gemeinsam vorbereitet. Zwei Arten erwiesen sich jedoch als ganz neu für die türkische Herpetofauna und gehören zudem zwei bislang nicht aus der Türkei bekannten Gattungen an. Sie sollen bereits jetzt kurz besprochen werden.

1. *Phyllodactylus elisae* F. Werner, 1895

Das Vorkommen dieses Geckos in Birecik ist durch mehrere Photos belegt, die, wie das hier veröffentlichte (Abb. 1), die charakteristischen

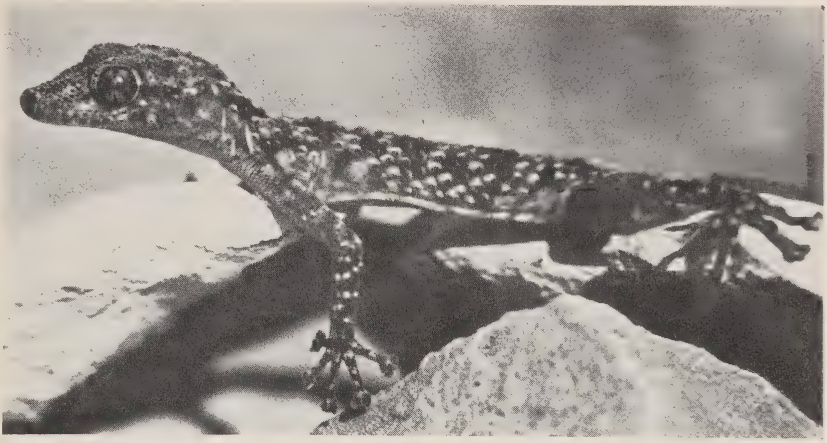


Abb. 1: *Phyllodactylus elisae* von Birecik, SO-Anatolien. Nach einem Farbdia von U. Hirsch

Diagnosemerkmale der Art, nämlich die Form der Zehen, kombiniert mit Reihen dorsaler Tuberkelschuppen, deutlich dokumentieren. Die Terra typica von *Ph. elisae,* Niniveh bei Mosul, Irak, liegt, nicht weit von der türkischen Grenze entfernt, am Tigris. Überraschend an dem neuen Beleg ist jedoch die Tatsache, daß er von einer sehr weit westlich, am Oberlauf des Euphrat gelegenen Stelle stammt. Dies würde auch ein Vorkommen in Syrien vermuten lassen, während die Art bisher aber nur aus dem Irak und dem Iran (Wermuth 1965: 135) gemeldet worden ist.

Eine eidonomische Analyse dieser weit westlich vorgeschobenen Population wäre im Hinblick auf die von Haas und Werner (1969: 334) andiskutierten Differenzen irakischer Stücke sehr reizvoll, muß aber bis zum Eintreffen konservierter Belegstücke zurückgestellt werden.

Nach den Beobachtungen von Herrn Hirsch ist dieser Gecko in und um Birecik keine seltene Erscheinung. Er traf ihn sowohl im Gelände, unter Steinplatten, als auch an den Gebäuden der Stadt an.

2. *Acanthodactylus boskianus* (Daudin, 1802)

Dieser bemerkenswerte Erstnachweis besteht aus einigen lebend mitgebrachten Individuen, 3♂, 2♀, und einem subadulten Stück. Davon sind zwei inzwischen konserviert (ZFMK 14054, ♂, und 14055, s. ad.).

Die restlichen Tiere leben noch unter der Obhut von Herrn W. Müller im Terrarium und werden später, wie auch die übrigen derzeit noch lebenden Reptilien dieser Ausbeute, der Herpetologischen Sammlung des ZFMK überstellt werden.

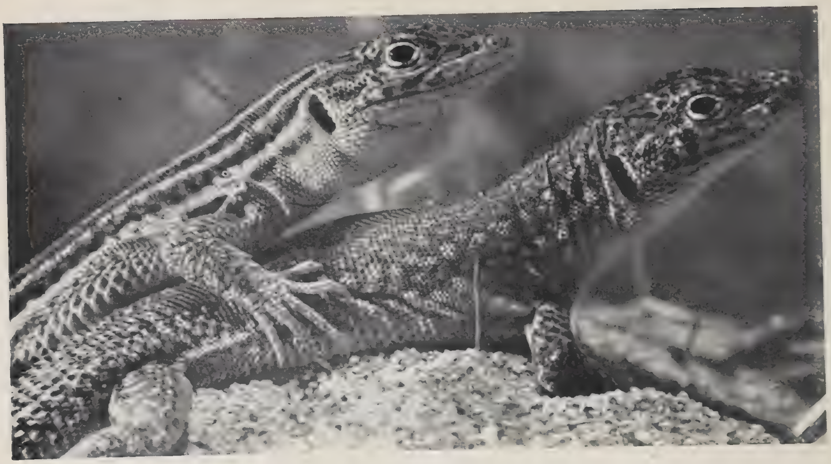
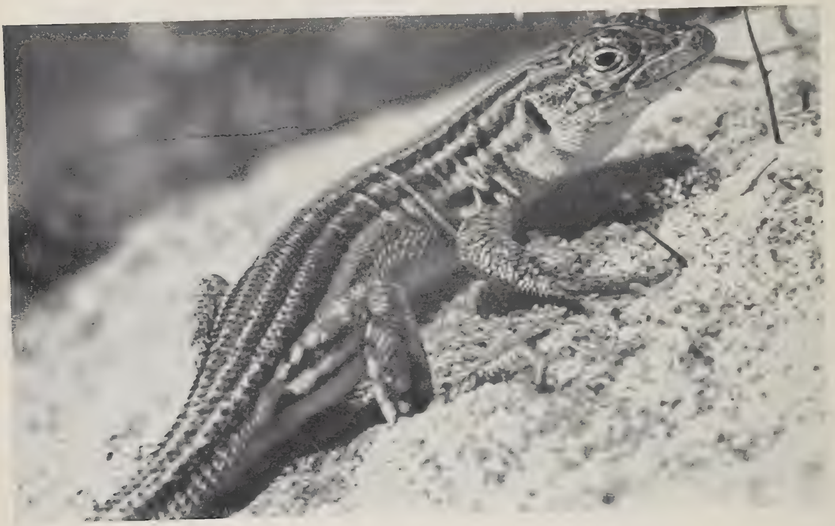


Abb. 2 und 3: Pärchen und Weibchen von *Acanthodactylus boskianus* aus Birecik. Nach Farbdias von W. Müller



Die vorläufige Durchsicht aller Tiere ergab Übereinstimmung mit den Diagnosemerkmalen von *A. b. euphraticus* Boulenger (1919: 549), dessen typischer Fundort Ramadieh am Euphrat, Irak, ist. Das wichtigste dieser Kennzeichen, nämlich das die Mundspalte erreichende Suboculare, ist bei allen Tieren deutlich ausgeprägt (vgl. Abb. 2 und 3). Dies Merkmal spielt wegen seiner Konstanz eine große Rolle in der Lacertiden-Systematik, besonders bei den *Eremias*-Arten. Dennoch ist die subspezifische Gliederung von *A. boskianus* noch nicht endgültig geklärt. Khalaf (1959: 28) nennt für den Irak sowohl *A. b. euphraticus* als auch *asper*, während Haas und Werner (l. c.: 343) ein Stück von Haditha am Euphrat, unweit Ramadieh, der Unterart *asper* zuordnen. Sie widmen dabei allerdings dem Merkmal des Suboculare keine Erwähnung. Es ist selbstverständlich, daß sowohl der subspezifische Status der türkischen *boskianus*-Population wie auch die Subspeziation der Gesamtart nur anhand einer Revision mit Material aus allen Arealteilen geklärt werden kann. Dabei werden dann auch die neuen türkischen Belege als Randpopulation Interesse beanspruchen. Bei dem lebend nach Bonn gelangten Material zeigten das halbwüchsige Tier und das kleinere der beiden ♀ intensiv rote Schwanzunterseiten. Das zweite ♀, um ca. 5 mm länger (KR), hatte bereits, wie auch die drei adulten ♂, diese Signalfärbung nicht geschlechtsreifer Tiere eingebüßt. Da ganz juvenile Tiere nicht vorliegen, muß offenbleiben, ob auch bei türkischen *A. boskianus* eine Umfärbung von anfangs blauen in später rote Schwanzunterseiten erfolgt, wie dies Mertens (1946: 12) für tunesische *A. b. asper* beschrieben hat. Die Fransenfinger wurden von Herrn Hirsch an mehreren Stellen der Umgebung Bireciks angetroffen. Alle diese Fundplätze zeichneten sich durch Flugsand mit spärlicher Vegetation aus und lagen sämtlich unmittelbar am Euphrat.

Zusammenfassung

Zwei Eidechsenarten, zu bisher nicht aus der Türkei bekannten Gattungen gehörig, werden erstmals für die türkische Herpetofauna nachgewiesen: *Phyllodactylus elisae* und *Acanthodactylus boskianus.* Einige Aspekte ihrer Verbreitung, Taxonomie und Ökologie werden kurz besprochen.

Summary

Two lizard species, belonging to genera not known from Turkey, are recorded first time for the Turkish fauna: *Phyllodactylus elisae* and *Acanthodactylus boskianus.* Some aspects of their distribution, taxonomy and ecology are stressed.

Literatur

Aktan, F. (1971): Güneydogu Anadoluda *Varanus griseus* Daud. (Cöl Varani.). Türk Biyol. Dergisi, Ankara, 21: 106—117

Basoglu, M., and I. Baran (1972): A new record of *Trionyx euphraticus* (Trionychidae, Testudines) from Turkey. Ege Üniv. Fen Fac. Ilmi Rap. Ser., Bornova, 144: 1—7

Boulenger, G. A. (1919): On a new variety of *Acanthodactylus boskianus,* Daud., from the Euphrates. Ann. Mag. Nat. Hist., London, 3, ser. 9: 549—550

Eiselt, J. (1970): Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in die Türkei: Bemerkenswerte Funde von Reptilien, I. Ann. Naturhist. Mus., Wien, 74: 343—355

Eiselt, J., und F. Spitzenberger (1967): Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in die Türkei: Testudines. Ann. Naturhist. Mus., Wien, 70: 357—378

Haas, G., and Y. L. Werner (1969): Lizards and snakes from southwestern Asia, collected by Henry Field. Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge/Mass., 138, 6: 327—406

Khalaf, K. T. (1959): Reptiles of Iraq with notes on the amphibians. Baghdad (Ar-Rabitta), 96 pp.

Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. Abh. senckenb. naturf. Ges., Frankfurt/Main, 471: 1—108

Wermuth, H. (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. Das Tierreich, Berlin, 80: 1—246

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Herpetologische Abteilung, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164

(Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn)

Zur Taxonomie einiger auf Rabenvögeln lebenden Federlinge der Gattung *Myrsidea* (Mallophaga)

Von

HEINRICH KLOCKENHOFF

Als Vorarbeiten zu einer Revision der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 (Menoponidae: Mallophaga) untersuchte ich 8 Federlinge (4♂ und 4♀) von *Corvus validus,* 13 Federlinge (7♂ und 5♀) von *Corvus kubaryi,* 121 Federlinge (61♂ und 60♀) von *Corvus splendens und* 12 Federlinge (6♂ und 6♀) von *Corvus mellori.*

Als Untersuchungskriterien verwandte ich die gleichen Merkmale wie bei der Untersuchung der Myrsideen von *Corvus macrorhynchos,* da sich diese Merkmale aufgrund der statistischen Auswertung als zweckmäßig erwiesen haben (Klockenhoff 1969). Die Gattungsmerkmale sind bei Clay (1966) aufgeführt.

In den nachstehenden Tabellen bedeuten $\bar{x}$ = Mittelwert, s = Streuung, VB = Variationsbreite und N = Anzahl der untersuchten Einheiten. Die Zeichnungen wurden nach Totalpräparaten mittels eines Zeichenprojektionsmikroskops angefertigt; fehlende oder abgebrochene Borsten wurden nach anderen Präparaten sinngemäß ergänzt.

Frau Dr. T. Clay danke ich für ihre Unterstützung während meiner Studien im British Museum (Natural History), London; ihr und Herrn Dr. K. C. Emerson bin ich für die Bereitstellung des Materials dankbar. Herrn Prof. Dr. W. Kloft (Institut für Angewandte Zoologie, Bonn) danke ich für die Möglichkeit, die Fotoeinrichtungen und das Zeichenprojektionsmikroskop des Instituts zu benutzen.

1. *Myrsidea trinoton* (Piaget, 1880)

Menopon trinoton Piaget, 1880; p. 431, Tafel 33, Abb. 10.

Wirt: *Corvus validus* Bonaparte, 1851

Lectotypus: ♀ Piaget Collection Nr. 408 b (Brit. Mus. Nat. Hist., London).

Material: 4♂ und 3♀, Paralectotypen, Piaget Collection Nr. 406—408 (ebenda).

Myrsidea trinoton ist vor allem charakterisiert durch die Form und Beborstung des Metanotums und des Abdomens (♂ und ♀). Neben einer geringen Anzahl von Borsten an seinem Hinterrand ($\bar{x}$ = 6,75; s = 1,500; VB = 6—9) trägt das Metanotum der ♀ noch zahlreiche kurze Setae ($\bar{x}$ = 17,25; s = 1,892; VB = 16—20), die in zwei Felder aufgeteilt sind. Dem

Metanotum der ♂ fehlen diese Borstenfelder; die Anzahl der Setae an seinem Hinterrand ($\bar{x}$ = 9,0; s = 0,861; VB = 8—10) ist nur wenig größer als bei den ♀. Gleiches gilt für die Gula-Setae (♂: $\bar{x}$ = 9,75; s = 0,500; VB = 9—10; ♀: $\bar{x}$ = 8,50; s = 1,000; VB = 8—10), während ♂ und ♀ jeweils 8 lange Borsten am Hinterrand des Pronotums besitzen. Die Metasternalplatten (Abb. 2) sind gut ausgebildet; die der ♂ sind mit 9—12 ($\bar{x}$ = 10,75; s = 1,500), die der ♀ mit 12—16 ($\bar{x}$ = 13,50; s = 1,914) langen Borsten besetzt. Die Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III ist bei ♂ und ♀ fast gleich (♂: $\bar{x}$ = 20,43; s = 1,812; VB = 18—23; ♀ $\bar{x}$ = 20,57; s = 1,812; VB = 18—24).

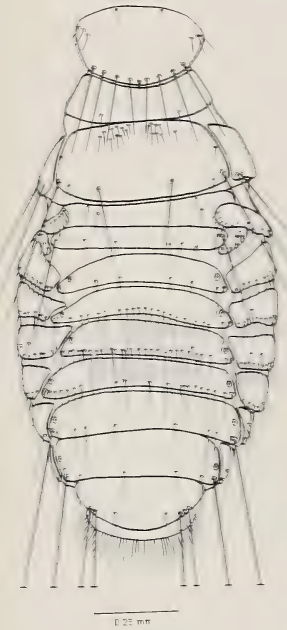


Abb. 1.
Myrsidea trinoton (Piaget, 1880)
♀ dorsal

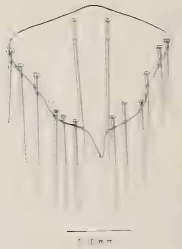


Abb. 2
Myrsidea trinoton (Piaget 1880)
Metasternalplatte (♀)

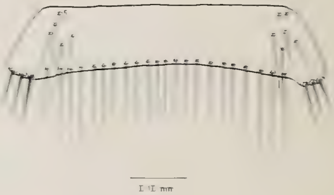


Abb. 3
Myrsidea trinoton (Piaget, 1880)
Abdominalsternit II (♀)

Die Abdominaltergite I—III (♀) tragen — im Gegensatz zu den übrigen — nur wenige kurze Setae. Die Postspirakularborsten des Tergit I fehlen, die der Tergite III—VI sind auffallend kurz (Abb. 1). Die Stachelhügel des zweiten Abdominalsternits sind bei ♂ und ♀ (Abb. 3) gut ausgebildet. Das männliche Genitale entspricht dem *M. grandiceps*-Typ (Klockenhoff 1969, Abb. 35 und 36).

Die Angaben über die Körpermaße und die Beborstung des Abdomens sind in den Tabellen 1 u. 2 a—c zusammengefaßt.

Tab. 1: Körpermaße von *Myrsidea trinoton*

♂ N = 4 ♀ N = 4	$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,32	0,34	0,008	0,028	0,31—0,33	0,31—0,35
Caput-Breite	0,54	0,61	0,005	0,016	0,53—0,54	0,59—0,63
Prothorax-Länge	0,18	0,24	0,182	0,005	0,14—0,21	0,23—0,24
Prothorax-Breite	0,34	0,39	0,017	0,014	0,32—0,36	0,38—0,41
Pterothorax-Länge	0,30	0,37	0,010	0,012	0,29—0,31	0,35—0,38
Pterothorax-Breite	0,43	0,66	0,027	0,022	0,40—0,46	0,64—0,69
Abdomen-Länge	0,68	0,91	0,044	0,049	0,62—0,72	0,86—0,96
Abdomen-Breite	0,51	0,81	0,014	0,025	0,50—0,53	0,78—0,84
Gesamtlänge	1,41	1,81	0,045	0,095	1,34—1,44	1,72—1,90
Caput-Index	1,67	1,76	0,027	0,100	1,64—1,70	1,66—1,90

Tab. 2: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea trinoton*

Tab. 2 a: Anzahl der tergalen Setae

Tergit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	4	3	16,50	5,33	1,290	1,154	15—18	4— 6
II	4	3	18,25	7,67	1,707	0,577	16—20	7— 8
III	4	3	20,75	8,67	1,258	1,154	19—22	8—10
IV	4	3	23,00	29,67	0,816	6,429	22—24	25—37
V	4	4	22,25	27,75	2,500	4,573	19—25	22—33
VI	4	4	21,25	20,50	2,217	4,654	19—24	16—27
VII	4	4	16,50	10,25	0,577	0,500	16—17	10—11
VIII	4	4	10,75	8,00	2,217	0,000	9—14	(8)

Tab. 2 b: Anzahl der sternalen Setae

Sternit	N		x̄		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	4	4	31,75	30,75	2,217	2,872	30—35	29—35
IV	4	4	38,50	34,50	3,109	2,645	36—43	32—38
V	4	4	47,00	52,75	2,708	6,238	46—51	49—62
VI	4	4	53,50	60,25	4,358	7,302	51—60	54—68
VII	4	4	46,50	53,25	3,872	6,994	43—52	44—60
VIII+IX	4	4	34,25	36,75	3,774	4,645	30—39	32—43

Tab. 2 c: Anzahl der pleuralen Setae

Pleurit	N		x̄		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	6	6	5,16	7,83	0,408	1,329	5—6	6—10
VI	6	6	5,83	8,33	0,408	0,816	5—6	7— 9
V	6	6	6,33	7,67	0,516	1,211	6—7	7—10
VI	6	6	5,67	7,17	1,032	1,471	4—7	6— 9
VII	8	6	4,75	5,17	0,462	0,572	4—5	4— 6
VIII	8	6	2,88	3,17	0,353	0,408	(2)	3— 4

2. *Myrsidea bakeri* Carriker, 1949 (p. 22—24, Abb. 5 a—c)

Wirt: *Corvus kubaryi* Reichenow, 1885.

Holotypus: ♂, unter der Nr. 58965 im U. S. N. M. (Washington).

Material: 2 ♂ und 2 ♀, May 25. 1945, Yigo, Guam, Brit. Mus., 1968 — 720; 4 ♂ und 2 ♀, Guam Is., May—June 1945, R. H. Baker, Baker 6—17—21 (im Brit. Mus.) und 1 ♂ und 1 ♀, May 25, 1945 Yigo, Guam (K. C. Emerson Coll.).

Myrsidea bakeri (Abb. 4) ist vor allem durch die Form und Beborstung des Thorax (♀), des Metanotums und des zweiten Abdominalsternits (♂ und ♀) charakterisiert.

Das Pronotum (♀) ist auffallend vergrößert und überdacht teilweise das sehr schmale Metanotum; es trägt außer 8—12 ($\bar{x} = 8{,}75$; $s = 0{,}957$) langen Borsten an seinem Hinterrand dort noch beiderseits einige kurze Setae. Das Metanotum ist — wie das Mesonotum — sehr kurz (vgl. Tab. 3); eine Trennung zwischen dem Notum und den Pleuren läßt sich bei den vorliegenden Präparaten nicht erkennen (Abb. 5). An seinem Hinterrand trägt das Metanotum der ♀ 11—15 ($\bar{x} = 12{,}50$; $s = 1{,}732$), das der ♂ 6—7 ($\bar{x} = 6{,}66$; $s = 0{,}516$) lange Borsten. Die Anzahl der Gula-Setae ist bei ♂ und ♀ gering (♂: $\bar{x} = 4{,}5$; $s = 0{,}836$; VB = 4—6; ♀: $\bar{x} = 5{,}5$; $s = 0{,}577$; VB = 5—6), ebenso die Anzahl der Borsten der Metasternalplatten (♂: $\bar{x} = 4{,}00$; $s = 0{,}00$; ♀: $\bar{x} = 5{,}0$; $s = 1{,}154$; VB = 4—6). In der Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III besteht bei ♂ und ♀ nur ein geringfügiger Unterschied (♂: $\bar{x} = 27{,}33$; $s = 1{,}614$; VB = 24—29; ♀: $\bar{x} = 27{,}00$; $s = 2{,}390$; VB = 26—30).

Die Abdominalsternite II sind bei ♂ und ♀ (Abb. 6) stark beborstet. Das männliche Genitale entspricht dem *M. shirakii*-Typ (Klockenhoff 1969, Abb. 33 und 34).

Die Angaben über die Körpermaße und die abdominale Beborstung sind in den Tabellen 3 und 4 a—c zusammengestellt.

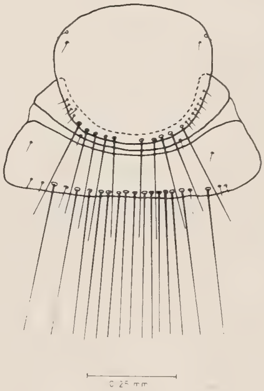


Abb. 5.
Myrsidea bakeri Carriker, 1949 Thorax dorsal (♀)

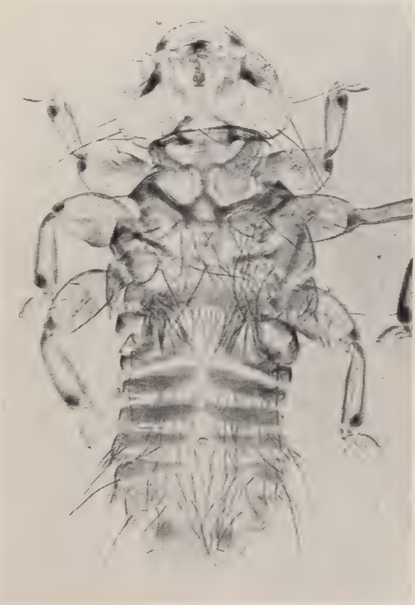


Abb. 4.
Myrsidea bakeri Carriker, 1949 ♀ Paratypus dorsal

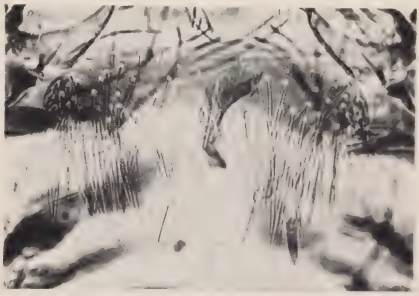


Abb. 6.
Myrsidea bakeri Carriker, 1949 Abdominalsternit II (♀)

Tab. 3: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea bakeri*

♂ N = 6 ♀ N = 4	$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,39	0,42	0,005	0,009	0,39—0,40	0,41—0,43
Caput-Breite	0,56	0,61	0,008	0,018	0,55—0,57	0,58—0,62
Prothorax-Länge	0,21	0,37	0,006	0,005	0,20—0,21	0,36—0,37
Prothorax-Breite	0,36	0,45	0,012	0,015	0,34—0,37	0,44—0,47
Pterothorax-Länge	0,27	0,35	0,013	0,026	0,25—0,28	0,31—0,37
Pterothorax-Breite	0,47	0,72	0,012	0,028	0,45—0,48	0,68—0,74
Abdomen-Länge	0,76	1,05	0,037	0,059	0,72—0,82	0,99—1,12
Abdomen-Breite	0,55	0,73	0,012	0,015	0,53—0,56	0,71—0,74
Gesamtlänge	1,54	1,91	0,054	0,073	1,49—1,61	1,82—1,98
Caput-Index	1,43	1,45	0,028	0,027	1,38—1,46	1,42—1,48

Tab. 4: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea bakeri*

Tab. 4 a: Anzahl der tergalen Setae

Tergit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	6	3	20,16	63,66	1,722	5,033	18—23	59—69
II	6	4	16,50	18,75	0,547	0,975	16—17	18—20
III	6	4	17,00	16,75	1,414	1,892	15—19	14—18
IV	6	4	17,86	15,75	2,115	1,707	17—20	14—18
V	6	4	19,83	19,00	1,602	2,000	18—22	16—20
VI	6	4	19,50	19,50	1,870	1,290	18—23	18—21
VII	6	4	17,67	17,25	1,632	0,957	15—19	16—18
VIII	6	4	15,00	13,25	1,095	1,500	14—17	12—15

Tab. 4 b: Anzahl der sternalen Setae

Sternit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	6	4	20,17	12,00	3,371	1,825	15—23	10—14
IV	6	4	37,17	26,50	3,656	2,886	31—41	24—29
V	6	4	40,00	37,50	4,247	5,066	34—45	34—45
VI	6	4	40,17	42,25	5,269	3,593	34—45	39—47
VII	6	4	31,00	27,75	4,427	1,707	27—37	26—30
VIII+IX	6	4	34,83	31,50	2,926	2,380	31—38	30—35

Tab. 4 c: Anzahl der pleuralen Setae

Pleurit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	11	8	5,27	6,88	1,190	2,100	4— 7	5—11
IV	11	8	5,64	9,00	0,924	2,203	4— 7	5—12
V	12	8	7,59	13,13	0,900	0,991	6— 9	12—15
VI	12	8	7,67	20,13	1,497	2,356	5—10	17—23
VII	12	8	7,17	20,63	1,403	3,067	5—10	17—26
VIII	12	8	5,17	13,25	0,834	3,150	3— 6	9—17

3. *Myrsidae bakttitar* (Ansari, 1951)

Neomenopon bakttitar Ansari, 1951 (p. 169, Abb. 17)

Myrsidea splendens Ansari, 1955 (p. 52; 1955 b: 399; 1956: 432, Abb. 19—26) **syn. nov.**

Wirt: *Corvus splendens zugmayeri* Laubmann, 1913

Holotypus: ♀ (u. Paratypus ♂), Lyallpur, Panjab, 7. 9. 1933 (im Brit. Mus. Nat. Hist., London)

Material: 9 ♂ und 14 ♀, Sind, Jan. 1937, Meinertzhagen Coll. 10354 (Brit. Mus. Nat. Hist., London); 1 ♂ und 3 ♀, Kot Abdul Malik, Dist. Sheikhupura, West. Pakistan, 21. Nov. 1962, Z. B. Mirza Coll. und 3 ♂ und 1 ♀, Bharatpur, Rajasthan, India, 9 E 0627/C 5816 (K. C. Emerson Collection).

In seiner Beschreibung gibt Ansari (1951) als Wirt das Braunbauchflughuhn *Pterocles exustus erlangeri* an und ordnet seine neue Mallophagenart der Gattung *Neomenopon* zu, die Bedford (1920) für *N. pteroclus* (vom Wirt *Pterocles namaqua*) aufstellte. Wie Clay (1965) bereits zeigte, gehört diese von Ansari als *Neomenopon bakttitar* beschriebene Art eindeutig zur Gattung *Myrsidea*.

Die unter „Material" angeführten Federlinge von *Corvus splendens zugmayeri* aus den Sammlungen Meinertzhagen und K. C. Emerson wurden mit den Typus-Exemplaren verglichen; mit diesen stimmen sie in allen Merkmalen überein, so daß *Corvus splendens zugmayeri* als Kennwirt von *Myrsidea bakttitar* anzusehen ist.

Für die von Ansari (1955 a, 1955 b und 1956) dreimal jeweils unter dem gleichen Namen als „n. sp." beschriebene Mallophagenart *Myrsidea splendens* nennt der Autor als Kennwirt *Corvus s. splendens* Vieillot, 1817. Leider war es mir trotz mehrfacher Bemühungen (briefl. und Besuche in Lahore durch einen Beauftragten [1])) nicht möglich, das Typus-Material zu prüfen. Bei der Beurteilung von *Myrsidea splendens* bin ich deshalb auf die drei Beschreibungen Ansaris angewiesen; diese lassen jedoch nur den Schluß zu, daß *Myrsidea splendens* ein Synonym von *M. bakttitar* ist.

Anhand des vorliegenden reichhaltigeren Mallophagen-Materials von *Corvus splendens zugmayeri* wird im folgenden *Myrsidea bakttitar* erneut beschrieben.

Myrsidae bakttitar ist vor allem durch Form und Beborstung des Metanotums und des Abdomens (♂ und ♀) charakterisiert. Das Metanotum und und das Abdominaltergit I (♀) sind caudad leicht ausgebuchtet. Bei ♂ und ♀ trägt das Metanotum an seinem Hinterrand einen Saum von 11—16 ($\bar{x}$ = 13,63; s = 0,516) bzw. 12—15 ($\bar{x}$ = 12,50; s = 1,732) Borsten, der in der Mitte geteilt ist. Die Metasternalplatten sind gut entwickelt und bei den ♂ mit 11—14 ($\bar{x}$ = 12,14; s = 1,069), bei den ♀ mit 14—16 ($\bar{x}$ = 15,40; s = 0,547) langen Borsten besetzt. Die Anzahl der Setae der Gula, am Hinterrand des Pronotums und die bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III sind bei ♂ und ♀ nahezu gleich. Gula-Setae ♂: $\bar{x}$ = 12,33; s = 0,500; VB = 12—13; ♀: $\bar{x}$ = 12,20; s = 1,619; VB = 8—14. Pronotum ♂: $\bar{x}$ = 10,00; s = 0,00; ♀: $\bar{x}$ = 9,56; s = 0,881; VB = 8—14. Femur III ♂: $\bar{x}$ = 32,30; s = 3,591; VB = 25—39; ♀: $\bar{x}$ = 35,53; s = 2,972; VB = 32—42).

Bei ♂ und ♀ sind die Postspirakularborsten des Abdominaltergits V — bei den ♂ in der Regel auch noch die des Tergits III — wesentlich kürzer, als die der übrigen Tergite (Abb. 7 und 8). Das männliche Genitale entspricht dem *M. shirakii*-Typ.

Weitere Angaben über Merkmale, wie Körpermaße und die Beborstung des Abdomens sind in den Tabellen 5 und 6 a—c zusammengestellt.

---

[1]) Herrn Dr. G. Nogge (Kabul/Afghanistan) danke ich für seine Bemühungen in dieser Angelegenheit.

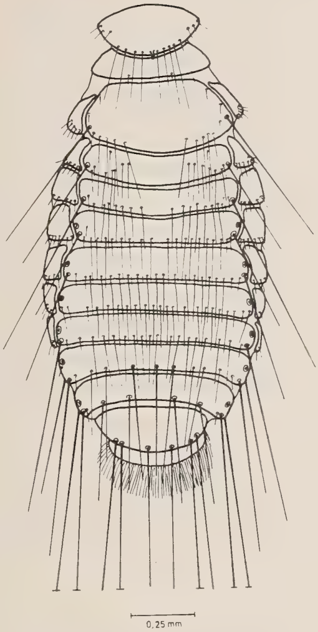


Abb. 7.
Myrsidea bakttitar, (Ansari, 1951) ♀ dorsal

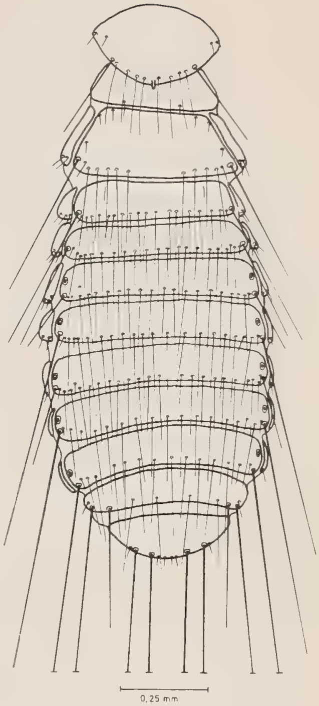


Abb. 8.
Myrsidea bakttitar (Ansari, 1951) ♂ dorsal

Tab. 5: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea bakttitar*

♂ N = 9 ♀ N = 10	$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,40	0,43	0,011	0,012	0,38—0,41	0,42—0,45
Caput-Breite	0,58	0,64	0,013	0,009	0,56—0,59	0,62—0,65
Prothorax-Länge	0,22	0,24	0,009	0,010	0,21—0,23	0,22—0,25
Prothorax-Breite	0,36	0,40	0,005	0,010	0,35—0,37	0,38—0,42
Pterothorax-Länge	0,30	0,41	0,009	0,020	0,29—0,32	0,38—0,43
Pterothorax-Breite	0,50	0,64	0,017	0,016	0,47—0,53	0,60—0,65
Abdomen-Länge	0,92	1,23	0,071	0,050	0,83—1,02	1,13—1,26
Abdomen-Breite	0,65	0,82	0,017	0,030	0,62—0,66	0,76—0,86
Gesamtlänge	1,73	2,11	0,058	0,058	1,67—1,82	2,06—2,22
Caput-Index	1,45	1,47	0,027	0,040	1,40—1,50	1,40—1,52

Tab. 6: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea bakttitar*

Tab. 6 a: Anzahl der tergalen Setae

Tergit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	8	10	23,50	16,30	2,138	1,159	20—26	15—19
II	7	11	24,57	18,82	0,786	1,774	24—26	16—21
III	9	11	25,44	21,09	1,333	1,044	23—27	20—23
IV	9	11	23,89	21,27	1,054	1,618	23—25	19—23
V	9	11	23,44	19,91	1,509	1,578	21—26	18—23
VI	9	11	21,22	17,82	2,048	1,940	19—25	14—20
VII	8	11	17,25	12,90	1,281	1,700	15—19	11—17
VIII	8	11	10,25	8,00	0,707	0,000	10—12	(8)

Tab. 6 b: Anzahl der sternalen Setae

Sternit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	8	10	33,00	22,50	6,845	2,415	27—48	19—27
IV	8	10	61,00	50,00	5,371	4,163	55—70	45—55
V	9	10	68,44	67,10	6,064	5,506	60—77	57—76
VI	9	10	64,56	64,70	3,711	4,762	59—70	54—72
VII	8	10	39,50	38,40	3,505	5,059	32—42	32—46
VIII+IX	8	10	37,25	35,67	5,496	4,272	31—47	31—44

Tab. 6 c: Anzahl der pleuralen Setae

Pleurit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	14	20	6,36	8,25	1,081	0,850	4—7	7—10
IV	14	20	6,21	6,65	0,578	0,812	5—7	5— 8
V	14	20	5,71	5,95	0,468	0,510	5—6	5— 7
VI	14	20	6,07	5,80	0,267	0,523	6—7	5— 7
VII	14	20	4,50	4,55	0,854	0,759	3—6	3— 5
VIII	13	20	3,07	3,00	0,277	0,000	3—4	(3)

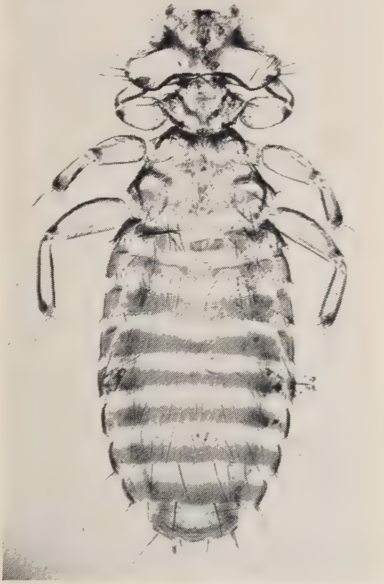


Abb. 9.

Myrsidea bakttitar (Ansari, 1951)
♀ dorsal

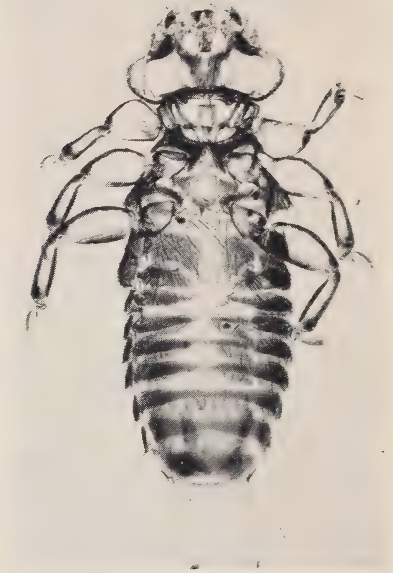


Abb. 10.

Myrsidea splendenticola n. sp. ♀
Holotypus dorsal

4. *Myrsidea splendenticola* **n. sp.**

Wirt: *Corvus s. splendens* Vieillot, 1817 (u. *C. splendens maledivicus* Reichenow, 1904).

Holotypus: ♀, Male, Maledive Islands, 11. XII. 1956, W. W. A. Philipps, Brit. Mus. 1957 — 283 a.

Material: von *C. s. splendens:* 26♂ und 20♀, Mysore, Nov. 1939, India; 11♂ und 13♀, Bihar, India, March 1937; 1♀, Nepal, (Meinertzhagen-Coll. 14305, 9261 und 4032; im Brit. Mus. Nat. Hist., London); 5♂ und 4♀, Point Calimere, India (K. C. Emerson-Coll. XE 229); von *C. s. maledivicus:* 5♂ und 4♀, Male, Maledive Islands 11. XII. 1956, W. W. A. Philipps, Brit. Mus. 1957 — 283.

Ein Vergleich mit den bekannten Taxa des Genus *Myrsidea* ergab deutliche artspezifische Unterschiede, die die Beschreibung des vorliegenden Materials als neue Art verlangten. Bei der Untersuchung ergab sich weiterhin, daß die Myrsideen der beiden *Corvus-splendens*-Rassen nur sehr geringfügige Unterschiede in Körpermaßen und Beborstung aufwiesen; die folgende Beschreibung bezieht sich daher auf das gesamte Material.

Myrsidea splendenticola (Abb. 10) ist vor allem charakterisiert durch die Form und Beborstung von Metanotum (♂ und ♀) und den ersten Abdominaltergiten (♀), sowie durch die abdominale Beborstung (♂ und ♀).

Das Metanotum (♀), dessen Hinterrand leicht caudad ausgebuchtet ist, trägt dort — ebenso wie das des ♂ — einen durchgehenden Saum von 15—21 ($\bar{x}$ = 17,74; s = 1,601) Borsten (♂: $\bar{x}$ = 10,60; s = 0,984; VB = 10—13). Bei der Anzahl der Gula-Setae, der langen Setae am Hinterrand des Pronotum, der Metasternalplatten-Setae und die der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III zeigen sich zwischen ♂ und ♀ nur geringfügige Unterschiede (Gula-Setae ♂: $\bar{x}$ = 11,0; s = 0,534; VB = 10—12; ♀: $\bar{x}$ = 11,29; s = 0,975; VB = 10—13. Pronotum ♂: $\bar{x}$ = 10,14; s = 0,363; VB = 10—11; ♀: $\bar{x}$ = 10,59; s = 0,908; VB = 10—13. Metasternalplatte ♂: $\bar{x}$ = 11,13; s = 1,505; VB = 9—13; ♀: $\bar{x}$ = 10,13; s = 1,358; VB = 8—13. Femur III ♂: $\bar{x}$ = 27,60; s = 3,627; VB = 22—37; ♀: $\bar{x}$ = 30,05; s = 3,260; VB = 24—36).

Das stark beborstete und vergrößerte Abdominaltergit I (♀) ist median caudad so verlängert, daß das zweite Tergit in zwei laterale Platten geteilt wird; das Tergit III ist in der Mitte fast geteilt. Alle Abdominaltergite (♂ und ♀) tragen Postspirakularborsten, die bei den Tergiten III und V der ♀ sehr kurz, bei den ♂ in der Regel kürzer als die der anderen Tergite sind (Abb. 11 und 12). Das Genitalsklerit des ♂ entspricht dem von *Myrsidea bakttitar.*

Weitere Angaben über die Körpermaße und die abdominale Beborstung sind den Tabellen 7 und 8 a—c zu entnehmen.

Tab. 7: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea splendenticola*

♂ N = 15 ♀ N = 20	N		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,40	0,43	0,005	0,009	0,39—0,41	0,41—0,45
Caput-Breite	0,59	0,65	0,015	0,008	0,56—0,61	0,63—0,66
Prothorax-Länge	0,22	0,23	0,013	0,012	0,20—0,24	0,21—0,25
Prothorax-Breite	0,37	0,42	0,007	0,008	0,36—0,39	0,40—0,43
Pterothorax-Länge	0,31	0,40	0,009	0,014	0,30—0,33	0,37—0,43
Pterothorax-Breite	0,52	0,67	0,015	0,022	0,49—0,55	0,64—0,71
Abdomen-Länge	0,89	1,11	0,031	0,067	0,84—0,96	0,98—1,23
Abdomen-Breite	0,61	0,74	0,016	0,017	0,58—0,64	0,70—0,77
Gesamtlänge	1,74	2,04	0,050	0,120	1,64—1,86	1,70—2,23
Caput-Index	1,46	1,49	0,044	0,032	1,40—1,53	1,42—1,53

Tab. 8: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea splendenticola*

Tab. 8 a: Anzahl der tergalen Setae

Tergit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	14	16	16,79	50,50	1,188	6,976	16—19	40—62
II	14	18	13,14	14,83	1,167	1,543	11—16	13—17
III	15	18	15,13	15,72	1,302	1,178	13—17	13—17
IV	15	18	17,93	18,44	1,830	2,331	15—22	14—22
V	14	18	20,29	21,17	1,489	1,917	18—22	17—23
VI	14	18	19,86	20,67	1,350	2,114	18—22	16—24
VII	15	18	17,80	18,61	2,144	2,199	13—21	15—23
VIII	15	18	11,07	13,83	2,604	1,977	8—18	11—18

Tab. 8 b: Anzahl der sternalen Setae

Sternit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	15	16	22,00	16,63	3,000	2,187	18—28	13—20
IV	15	17	42,87	50,00	5,680	7,778	36—55	39—62
V	15	17	50,67	59,06	6,747	7,232	41—61	47—76
VI	15	16	47,13	55,31	5,289	6,436	41—58	45—67
VII	15	17	35,67	39,94	5,576	5,402	27—46	28—47
VIII+IX	15	15	32,80	37,93	7,062	4,431	19—44	32—47

Tab. 8 c: Anzahl der pleuralen Setae

Pleurit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	28	27	6,89	14,26	0,875	1,767	5— 8	11—17
IV	29	28	7,28	16,71	0,840	2,386	6— 8	12—22
V	29	28	7,76	17,61	1,327	2,454	5—10	13—22
VI	29	28	6,55	14,00	0,985	1,865	5— 8	11—18
VII	29	28	5,79	9,11	0,901	1,342	4— 8	7—12
VIII	29	28	3,07	3,89	0,257	0,682	3— 4	3— 5

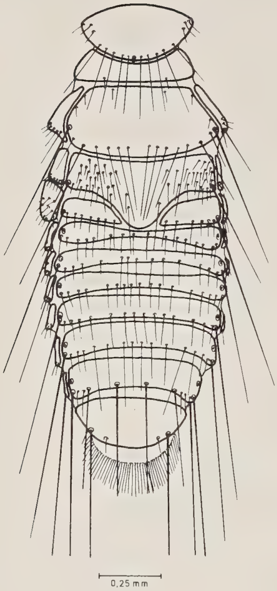


Abb. 11.
Myrsidea splendenticola n. sp. ♀ dorsal

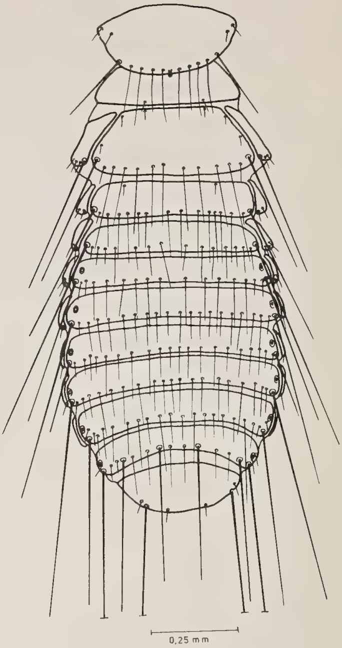


Abb. 12.
Myrsidea splendenticola n. sp. ♂ dorsal

5. *Myrsidea australiensis mellori* **n. ssp.**

Wirt: *Corvus mellori* Mathews, 1912

Holotypus: ♀, Tonganmain, N. S. W. Australia, 25. VII. 1964, J. Rowley, CSIRO (im Brit. Mus. Nat. Hist., London).

Material: 6 ♂ und 5 ♀ (Daten wie Holotypus).

Die vorliegenden Federlinge von Corvus mellori stimmen in den artspezifischen Merkmalen mit *Myrsidae a. australiensis* und *M. australiensis bennetti* Klockenhoff, 1971 so weitgehend überein, daß sie zu dieser Art gestellt werden müssen. Die hier untersuchten 12 Mallophagen weisen jedoch sowohl gegenüber *Myrsidea a. australiensis* (von *Corvus c. coronoides* und *C. c. tasmanicus*) als auch gegenüber *Myrsidea a. bennetti* (von *C. bennetti)* Unterschiede in Körpermaßen und Beborstung auf. Diese Differenzen verlangen das Aufstellen einer weiteren Unterart: *Myrsidea a. mellori.*

Statistisch gesicherte Unterschiede (P = 0,1—2 %) zwischen den *Mysidea australiensis*-Rassen finden sich vor allem in der Körpergröße und der Beborstung von Thorax, Femur III und Abdomen. So ist *Myrsidea a. mellori* (♂ und ♀) deutlich größer, die thorakale Beborstung ist spärlicher, während die des Femur III und des Abdomens — vor allem die der Pleuren — wesentlich dichter ist als bei der Nominatform und *M. a. bennetti.*

Anzahl der Gula Setae ♂: $\bar{x}$ = 10,33; s = 0,516; VB = 10—11; N = 6. Anzahl der langen Setae am Hinterrand des Pronotum ♂: $\bar{x}$ = 10,17; s = 0,408; VB = 10—11; N = 6; ♀: $\bar{x}$ = 10,00; s = 0,00; VB = (10); N = 5. Anzahl der langen Setae am Hinterrand des Metanotum ♂: $\bar{x}$ = 13,67; s = 0,816; VB = 13—15; N = 6; ♀: $\bar{x}$ = 17,20; s = 1,301; VB = 16—19; N = 5. Anzahl der Setae der Metasternalplatte ♂: $\bar{x}$ = 13,17; s = 0,985; VB = 12—14; N = 6; ♀: $\bar{x}$ = 16,80; s = 1,643; VB = 15—19; N = 5. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III ♂: $\bar{x}$ = 27,83; s = 1,992; VB = 25—32; N = 12; ♀: $\bar{x}$ = 29,80; s = 1,873; VB = 26—32; N = 10.

Die Angaben über die Körpermaße und die abdominale Beborstung sind aus den Tabellen 9 und 10 a—c zu ersehen.

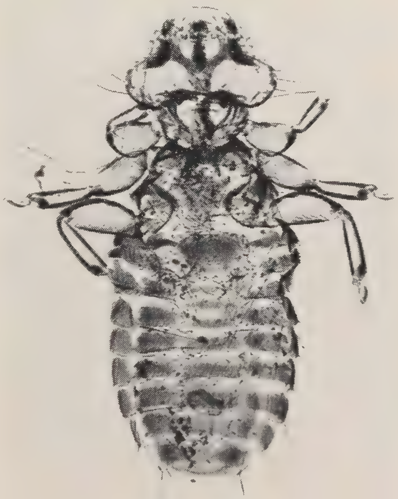


Abb. 13.

Myrsidea australiensis mellori
n. ssp. ♀ Holotypus dorsal

Tab. 9: Körpermaße (in mm) von *Myrsidea australiensis mellori*

♂ N = 6 ♀ N = 5	$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Caput-Länge	0,41	0,44	0,011	0,007	0,39—0,42	0,43—0,45
Caput-Breite	0,60	0,65	0,015	0,013	0,57—0,61	0,64—0,67
Prothorax-Länge	0,19	0,22	0,004	0,005	0,19—0,20	0,21—0,22
Prothorax-Breite	0,37	0,41	0,009	0,004	0,35—0,38	0,41—0,42
Pterothorax-Länge	0,29	0,36	0,011	0,023	0,28—0,31	0,34—0,39
Pterothorax-Breite	0,51	0,65	0,016	0,013	0,49—0,53	0,64—0,67
Abdomen-Länge	0,96	1,16	0,022	0,054	0,91—0,97	1,09—1,21
Abdomen-Breite	0,66	0,80	0,013	0,027	0,65—0,68	0,78—0,83
Gesamtlänge	1,78	2,08	0,032	0,070	1,74—1,84	2,00—2,17
Caput-Index	1,47	1,48	0,054	0,038	1,40—1,54	1,45—1,53

Tab. 10: Beborstung des Abdomens von *Myrsidea australiensis mellori*

Tab. 10 a: Anzahl der tergalen Setae

Tergit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	6	4	16,16	8,75	0,752	0,975	15—17	8—10
II	6	4	16,83	16,00	0,752	2,708	16—18	12—18
III	6	5	18,00	19,20	1,414	1,923	16—20	16—21
IV	6	5	18,33	18,60	1,505	1,516	17—21	16—20
V	6	5	18,33	17,40	1,032	1,516	17—20	15—19
VI	6	5	17,66	12,60	1,211	0,894	16—19	12—14
VII	6	5	15,50	9,20	1,870	1,483	14—19	7—11
VIII	6	5	10,66	8,00	1,032	0,000	9—12	(8)

Tab. 10 b: Anzahl der sternalen Setae

Sternit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	6	5	33,83	47,40	1,940	7,056	32—37	40—57
IV	6	5	41,83	46,80	2,483	2,049	39—45	45—50
V	6	5	50,33	60,80	2,422	2,588	47—53	59—64
VI	6	5	54,00	58,60	1,264	3,781	52—55	54—63
VII	6	5	43,50	43,00	1,760	3,316	42—46	38—46
VIIII+IX	6	5	42,16	33,40	1,169	1,949	41—44	30—35

Tab. 10 c: Anzahl der pleuralen Setae

Pleurit	N		$\bar{x}$		s		VB	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	9	7	6,89	15,28	1,536	1,889	5—9	12—18
IV	11	7	6,82	15,28	1,328	2,138	5—9	13—18
V	12	9	7,25	14,88	1,138	1,269	6—9	13—17
VI	12	9	7,25	13,88	1,138	2,147	5—9	11—17
VII	12	9	7,08	9,66	0,966	1,224	5—8	7—10
VIII	12	8	5,16	3,00	1,267	0,000	3—8	(3)

Zusammenfassung

Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, die auf den Rabenvögeln *Corvus validus, C. kubaryi, C. splendens* und *C. mellori* leben, werden untersucht: Die bekannten Arten *Myrsidea trinoton, M. bakeri* und *M. bakttitar* werden neu umgrenzt. Von *Corvus s. splendens* werden *Myrsidea splendenticola* n. sp. und von *Corvus mellori Myrsidea australiensis mellori* n. ssp. beschrieben.

Summary

Mallophaga of the genus *Myrsidea* Waterston from *Corvus validus, C. kubaryi, C. splendens,* and *C. mellori* are examined. The already known species *Myrsidea trinoton, M. bakeri* and *M. bakttitar* are redefined. From *Corvus s. splendens* and *C. mellori* the new taxa *Myrsidea splendenticola* and *M. australiensis mellori* are described.

Literatur

Ansari, M. A. R. (1951): Mallophaga (Amblycera) infesting Birds in the Panjab. — Proc. Nat. Inst. Sci. India 17: 127—203.

— (1955 a): Studies on Phthirapteran parasites (Mallophaga) infesting Birds in the Panjab. — Ind. J. Entom., 17: 394—400.

— (1955 b): Studies on the Amblyceran Mallophaga infesting Birds in Pakistan. — Proc. 7th Pak. Sci. Conf. Sect. Agric. Lahore: 51—57.

— (1956): Studies on the Amblyceran Mallophaga infesting Birds in the Panjab. — Ind. J. Entom. 18: 427—439.

Bedford, G. A. H. (1920): Mallophaga from South African Birds. — Parasitology 12 (2): 167—172.

Carriker, M. A. jr. (1949): On a collection of Mallophaga from Guam, Mariamas Islands. — Proc. U. S. Nat. Mus., 100 (3254): 1—24.

Clay, T. (1965): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston (Mallophaga: Menoponidea) II. — Proc. R. ent. Soc. Lond., (B) 34 (9—10): 117—122.

— (1966): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston (Mallophaga: Menoponidae) I. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent., 17: 329—395.

Emerson, K. C. (Ed.) (1967): Carriker on Mollaphaga. — U. S. Nat. Mus. Bull., 248: 1—150.

Hopkins, G. H. E., and T. Clay (1952): A checklist of the genera and species of Mallophaga. London.

Klockenhoff, H. (1969): Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; Menoponidae: Mallophaga) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler, 1827. — Zool. Anz., 183 (5/6): 379—442.

— (1971 a): Zur Taxonomie der auf der Sundakrähe *Corvus enca* lebenden Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 (Mallophaga). — Bonn. zool. Beitr., 22: 131—145.

— (1971 b): *Myrsidea australiensis* n. sp. eine neue Mallophagenart von *Corvus coronoides* und *bennetti*. — Bonn. zool. Beitr., 22: 297—304.

— (1972): Zur Taxonomie der auf der Salvadorikrähe *Corvus orru* lebenden Mallophagen-Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915. — Bonn. zool. Beitr., 23: 253—266.

Mayr, E., and J. G. Greenway (1962): Checklist of Birds of the World. Vol. XV. Cambridge (Mass.).

Piaget, E. (1880): Les Pédiculines. Essai monographique. Leiden.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Klockenhoff, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164.

Buchbesprechungen

Angermeier, W. F. (1972): Kontrolle des Verhaltens. Heidelberger Taschenbücher, Basistext Psychologie. Mit 205 S. und 51 Abb. Springer Berlin, Heidelberg, New York.

Das Buch erklärt recht gut Arbeitsweise und Ergebnisse der operanten Verhaltensanalyse amerikanischer Behaviouristen, die auch für den Zoologen interessant genug ist. Allerdings kommt er im eigenen Bereich nicht auf seine Kosten, weil das Ergebnis des Kapitels über operantes Verhalten in phylogenetischer Sicht die Erkenntnis ist, eine stammbaumkorrelierte Variation sei hier nicht zu erkennen. Eine solche Nivellierung mag definitorische Gründe haben oder auch auf Unvertrautheit mit dem System der Tiere beruhen. Diese letztere Vermutung wird bestärkt, wenn man etwa liest (S. 144), daß sich keine Unterschiede im einfachen Diskriminationslernen ergeben hätten bei „Würmern, Krebsen, Plötzen, Tintenfischen, Fischen, Schildkröten, Tauben ..." oder wenn (S. 148) alle Nichtprimaten weniger gut lernen sollen als „das Marmoset, der niedrigste bekannte Primat (*Tupaia*)". Tierisches Verhalten erscheint aus diesem Blickwinkel höchst öde, ist aber für den Humanpsychologen äußerst bequem, weil er so in diesem Randgebiet wenig lernen muß. J. Niethammer

Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften. Vorträge N 218. (1972): G. P. Baerends: Moderne Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung bei Tieren; M. Lindauer: Orientierung der Bienen: Neue Erkenntnisse — neue Rätsel. Mit 65 S. und 19 Abb. Westdeutscher Verlag Opladen.

Am Beispiel des Brutverhaltens der Silbermöwe demonstriert Baerends die Methoden der ethologischen Kausalanalyse. Er zeigt, wie diese zu sinnvollen physiologischen Fragestellungen führen kann und wie notwendig die Systemanalyse zum Verständnis komplizierterer Handlungsketten ist.

Lindauer faßt die Befunde über den Einfluß des Erdmagnetfeldes auf die Orientierung bei der Futtersuche und beim Wabenbau der Honigbiene zusammen. Beide Vorträge sind sehr klar, knapp und gut illustriert. Auch die mit abgedruckte, 15 S. umfassende Diskussion ist eine Bereicherung. Druck und Bildwiedergabe sind ausgezeichnet, ja etwas aufwendig. So hätte an den Titeln der Diskussionsredner Platz gespart werden können. J. Niethammer

Berzin, A. A. (1971): The Sperm Whale. Mit 394 S. und 141 Abb. Moskau. Englische Übersetzung durch Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1972.

Eine Pottwal-Monographie, die auf Beobachtungen und Materialsichtung des Autors und umfassender Auswertung der Literatur beruht. Aufgrund von signifikanten Unterschieden in 2 von 10 überprüften Körpermaßen bei über 100 ♂ ad. werden eine arktische und eine antarktische Unterart des *Physeter macrocephalus* unterschieden. Anatomisch sind vor allem Skelett, Haut, Muskulatur und Verdauungstrakt ausführlicher behandelt, ferner Verbreitung und Wanderungen (Markierungsergebnisse), Nahrung, Fortpflanzung, Wachstum, Bewegungsweisen, Parasiten und wirtschaftliche Nutzung mit langjährigen Fangzahlen aus verschiedenen Gebieten. Das Buch bietet mancherlei Erstaunliches aus Gestalt und Lebensweise dieses so ungewöhnlichen Säugetieres wie das Foto eines 19 m langen Riesenkraken *(Architeuthis)* aus einem Pottwalmagen. Zwar bedauert man, daß die Abbildungen vielfach ungenügend reproduziert sind (so Fig. 14 über die Muskulatur) und daß in mancher Tabelle die Angabe der Maßeinheit fehlt. Trotzdem begrüßt man es sehr, daß in der Übersetzung eine Quelle zu einer so umfassenden Sammlung verläßlicher Daten über den in Körperbau und Biologie besonders interessanten Meeressäuger erschlossen wurde. J. Niethammer

Biologie der Vogelstimmen I (1973): Artspezifität, optische Darstellung, Funktion. Ernst Klett-Verlag Stuttgart.

Mit einer Schallplatte, Begleittext und Spektrogrammen wird der Versuch gemacht, den Gesang der Vögel unterscheiden und in seiner Bedeutung verstehen zu lehren. Dies ist also eine erste Einführung in die Vogelstimmenkunde, in der zunächst nur einige wenige, aber sehr leicht kenntliche Vogelgesänge gebracht werden. Weitere Aspekte der Vogelstimmenkunde sollen 1974 auf einer zweiten Platte besprochen werden. Für Vogelfreunde und im Unterricht an Schulen ist die Methode sehr zu empfehlen, unterrichtet sie doch nicht nur gut über ein fesselndes Thema der Biologie, sondern wird sicherlich auch dazu beitragen, der Vogelkunde neue Freunde zu gewinnen. G. N.

Braitenberg, V. (1973): Gehirngespinste. Neuroanatomie für kybernetisch Interessierte. Mit 173 S. und 27 Abb. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Eine Betrachtung über die Funktion des Gehirns, wie sie sich beim derzeitigen Wissensstand vertreten läßt, bei dem eine Vielfalt neuer Befunde aus Kybernetik, Physiologie und Anatomie zur Formulierung von Gesetzmäßigkeiten einladen, die zu mancherlei fruchtbaren Hypothesen Anlaß sind. Gut verständlich und folgerichtig werden aus Exkursen über wissenschaftliche Methoden, Information, Nerven- und Sinnesphysiologie wie Neuroanatomie die heute im Brennpunkt stehenden Fragestellungen abgeleitet. Schwerpunkt der Darstellung sind die faszinierenden Fortschritte im Wissen über die Verarbeitung optischer Reize bei den Insekten sowie Hypothesen über die Funktion von Kleinhirn und Cortex der Wirbeltiere, die durch bessere Strukturkenntnis veranlaßt und vor allem für das Cerebellum neuartig sind. Die Bebilderung ist klar und aufschlußreich. Eine vorbildliche Einführung in ein spannendes und schwieriges Gebiet, die weite Kreise ansprechen dürfte. J. Niethammer

Das Reader's Digest Buch der Vogelwelt Mitteleuropas (1973): Mit zahlreichen, größtenteils farbigen Abbildungen und Verbreitungskarten. 432 S. Stuttgart-Zürich-Wien. Verlag Das Beste.

Es gibt zwar nicht wenige ausgezeichnete Taschenbücher zum Bestimmen europäischer Vögel, aber keine in deutscher Sprache erschienene moderne Einführung in das Gesamtgebiet der Ornithologie, von Rands auch in einer deutschen Übersetzung veröffentlichten „Ornithology, an introduction" (deutsch: Die Vögel, Ornithologie populär, München BLV-Verl. 1971) abgesehen. Das jetzt vorliegende Reader's Digest Buch ist, was im Titel nicht zum Ausdruck kommt, als eindrucksvoller Überblick über die wissenschaftliche Vogelkunde wohl geeignet, insofern hier eine Lücke zu füllen. Von hervorragenden Fachkennern geschrieben, besticht es durch die didaktisch ausgezeichnete Disposition und die Unterstützung des Textes mit einer Vielzahl instruktiver Graphiken, farbiger Bilder, Skizzen und Karten. Vorausgeschickt ist eine Übersicht über die Vögel Mitteleuropas (im englischen Original: der britischen Vögel), die den Leser mit den hier vorkommenden Arten im einzelnen vertraut machen soll (durch Bestimmungsschlüssel, Feldkennzeichen, brutbiologische Angaben u. a.). Den Anfänger werden zweifellos mehr die großformatigen farbigen Abbildungen, den Sachkenner vor allem die Verbreitungskarten interessieren, die in derart differenzierter und genauer Form ohne Vergleich sind.

In England konzipiert und demgemäß auf die britische Ornis zugeschnitten, mußte das Werk nicht nur übersetzt, sondern weitgehend auf mitteleuropäische Verhältnisse und Erfordernisse umgearbeitet werden. Bereits das erste Kapitel ist völlig neu geschrieben, und auch der umfängliche systematische Teil, in welchem zahlreiche Vogelarten Mitteleuropas neu aufgenommen wurden und andere vorwiegend britische Arten entfallen konnten, mußte stark umgestaltet werden. Mehr oder minder gilt dies auch für den zweiten Teil des Buches mit seinen Kapiteln über Morphologie, Abstammung, Biologie, Fortpflanzung und Verhalten sowie über Vogelschutz und Vogelpflege. Hervorgehoben seien z. B. 2 neu eingefügte Farbtafeln mit allen auf der „Roten Liste" der bedrohten Vogelarten der BRD verzeichneten Vögeln.

Im ganzen ist damit dank G. Niethammers sorgfältiger Bearbeitung die deutschsprachige Ausgabe für alle Interessenten in Mitteleuropa zu einem zuverlässigen Ratgeber, für Studenten und sonstige Jünger der Biologie zu einer sehr brauchbaren Einführung in die Ornithologie geworden, in der neueste Forschungsergebnisse gebührend berücksichtigt sind, und die durch ihren reichen Bildschmuck zusätzlich anspricht.
H. Kumerloeve (München)

Dawes, C. J. (1973): Biological Techniques in Electron Microscopy. International Textbook Series. Mit 193 S. und 64 Abb. Barnes & Noble, Inc., New York.

Eine übersichtlich angeordnete und gut illustrierte, preiswerte Zusammenfassung in der Elektronenmikroskopie wichtiger Arbeitsgänge und Grundlagen: Aufbau des Elektronenmikroskops, Fixation, Einbettung, Messerherstellung und Schneiden, Kontrastieren, Fotografieren, Sondermethoden wie Schrägbedampfung, Herstellung von Abdrücken und Aufbrechen von Zellen und Zellorganellen. Eine Liste von Bezugsquellen für die notwendigen Utensilien, ein Abriß der Chemie der Einbettungsmittel, ein kurzgefaßter Normal-Arbeitsgang zur Herstellung von Schnittpäparaten und eine Übersicht der Verfahren zur Lokalisation besonderer Strukturen und Substanzen im Anhang runden diesen wertvollen Ratgeber ab.
J. Niethammer

Géry, J. (1972): Contribution â l'Étude des Poissons Characoides d l'Équateur. 110 S., 20 Textabbildungen u. 8 Tafeln. Acta Humboldtiana, Ser. Geologica, Palaeologia et Biologica Nr. 2, Steiner, Wiesbaden.

Jaques Géry ist einer der wenigen Kenner der äußerst artenreichen Fischgruppe der Characiden und deren Verwandte. Er gibt hier eine sehr exakte taxonomische Beschreibung einer Kollektion characinoider Fische aus Ecuador, die im Zoologischen Museum Hamburg und in der Zoologischen Staatssammlung München aufbewahrt werden. Hinzu kommt eine Revision des für den Rio Cauca in Columbien endemischen *Astyanax aurocaudatus*, dem dabei ein neuer Gattungsname *Carlastyanax* gegeben wird. 6 Species werden neu beschrieben: *Knodus gamma* und *K. delta, Creagrutus boehlkei, Odontostible roloffi, Characidium ladigesi* und *Ch. boehlkei.* Hinzu kommt als neue Subspecies *Knodus victoriae septentrionalis.* Die über Amazonien weitverbreitete, biogeographisch interessante Gattung *Pseudochalceus* wird revidiert. Statistische Vergleiche zwischen der nordwestlichen und südöstlichen Form *Pseudochalceus (Hollandichthys) multifasciatus* offenbaren interessante Differenzen in den Korrelationen und Allometrien.
K. H. Lüling

Green, D. E., und R. F. Goldberger (1971): Molekulare Prozesse des Lebens. Aus dem Engl. übers. von L. und R. Träger. Mit 240 S. und 98 Abb. Springer Berlin, Heidelberg, New York.

Eine Einführung in die Biochemie, die nach dem Vorwort von Czihak „weniger ein systematisches Lehrbuch ... als ein Lesebuch zum Gebrauch vor und nach den Vorlesungen ..." ist. Das Buch ist anregend und fesselnd, kann aber nur verstanden werden, wenn man den Stoff schon weitgehend beherrscht. Dies auch deshalb, weil viele Formulierungen schlampig und wörtlich genommen falsch sind. Nur wenige Proben: S. 23 bilden zwei Aminosäuren bei Verknüpfung die als Peptidbindung bezeichnete Säureamidgruppe. In der Primärstruktur ... sind auch die von bestimmten Cysteinresten ausgehenden Disulfidbrücken kenntlich gemacht. S. 25 ist ein Polypeptidkette „räumlich gefaltet", dadurch werden Cysteinreste „in so nahen räumlichen Kontakt gebracht, daß sie durch kovalente Bindung zwischen den beiden S-Atomen miteinander reagieren können". Irreführend ist Abb. 1 mit den viel zu allgemein bezeichneten Zelltypen, die Größenverhältnisse demonstrieren sollen. Man muß schon schreiben, um welche

Amöbenart, um das rote Blutkörperchen welchen Tieres es sich handelt, wenn die dargestellte Größe einigermaßen verbindlich sein soll. Viele Fehler stecken vor allem im Kapitel über Atome und Moleküle der Zelle: Schwerlöslichkeit von Elementen (S. 6), stabile Konfiguration des Wasserstoffs durch Aufnahme eines Elektrons, 3 von 4 Valenzen des Kohlenstoffs würden für den Aufbau einer dreidimensionalen Struktur verwendet, wogegen die 4. eine funktionelle Gruppen tragen könne (S. 7), Identifizierung von Dipol- und Wasserstoffbrückenbindung (S. 8) und vieles mehr. Der Mangel an Klarheit in den chemischen Grundlagen verbietet es, dies Buch einem Studenten zu empfehlen. J. Niethammer

Hanke, W. (1973): Vergleichende Wirkstoffphysiologie der Tiere. Bausteine der modernen Physiologie. Mit 178 S. und 50 Abb. VEB Gustav Fischer Jena.

Als Wirkstoffe werden hier Substanzen verstanden, die regulierend und korrelierend wirken, wie Hormone und Pheromone, aber auch Vitamine, Enzyme und selbst tierische Gifte. Dies weite Feld engt sich aber nach einer kurzen, durch eine Anzahl von Tabellen gestützten Einführung im wesentlichen auf die Hormone ein, bei denen nicht nur Natur, Wirkung und gegenseitige Beeinflussung, sondern auch der zelluläre Ansatz, eine funktionelle Morphologie der Bildungsstätten und die sich bei den Vertebraten abzeichnende Phylogenie erörtert werden. Der höchst konzentrierte, durch zusammenfassende Schemata gut illustrierte Text vermittelt in wenigen Worten viele, häufig faszinierende Zusammenhänge zwischen Biochemie, Mikromorphologie, Stoffwechselphysiologie, Anatomie, Phylogenie und Lebensweise der Tiere. Eine sehr moderne Kurzdarstellung dieses sich rapide ausweitenden Teilgebiets der Physiologie, dessen Inhalt eigentlich jeder Zoologe durcharbeiten sollte. Der Beitrag dürfte der mit ihm beginnenden Buchreihe zu einem guten Start verhelfen. Seinen Wert vermögen auch einige Flüchtigkeitsfehler und manchmal wenig instruktive Fotos nicht entscheidend zu beeinträchtigen.
J. Niethammer

Herre, W., und M. Röhrs (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Mit 240 S. und 46 Abb. Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

Für den Zoologen ist die Domestikation ein großangelegtes Experiment mit dem Ziel, Tiere dauerhaft zu verändern. Spätestens seit Darwin sind diesem Bereich wichtige Beispiele zum Verständnis der Evolution entnommen worden, aber auch für die Anatomie, die Genetik, die Taxonomie, die Kulturgeschichte und das Selbstverständnis des Menschen hat die Haustierkunde zahlreiche Hypothesen geliefert. Anhand einer Fülle von Arbeiten, bei denen die Autoren einen erheblichen Anteil haben, werden Grundbegriffe wie „Domestikation", „Rasse" ausgiebig beleuchtet und definiert und Fragen wie die Abstammung der Haustiere, ihre Bewertung im Rahmen des zoologischen Systems, das Ausmaß erblicher und modifikatorischer Veränderungen im Hausstand, das Zustandekommen von Parallelbildungen wie das Ausmaß homologer Mutation gründlich diskutiert und mit den erreichbaren Fakten untermauert. Besonders muß man es begrüßen, daß hier zum erstenmal ein für breitere Schichten erschwinglicher, kritisch und lebendig geschriebener moderner Überblick über Ergebnisse und Probleme der Haustierkunde aus zoologischer Sicht vorliegt, der eigentlich jeden interessieren sollte, berührt er doch auch erheblich, besonders in der Erörterung der „Selbstdomestikation" das Selbstverständnis des Menschen. Wunsch für eine Neuauflage bliebe ein vollständiges nicht nur stichprobenhaftes Schriftenverzeichnis oder eine Zusammenstellung der Arbeiten, die bei Herre und Röhrs 1971 noch fehlen. J. Niethammer

Holles Tier-Enzyklopädie. Herausgeber der deutschen Ausgabe: Gérard Du Ry van Beest Holle (1973): Bd. 1—3, A-Mak. Holle Verlag GmbH, Baden-Baden.

Um es vorwegzunehmen: ein großartiges Lexikon mit überwältigend schönen und lehrreichen Farbbildern, durch Mitarbeit von über 200 Fachleuten verläßlich, modern und informativ. Es erfüllt durchaus seinen doppelten Zweck eines Zoologischen Nachschlagewerkes und einer fesselnd geschriebenen Enzyklopädie der Tiere, in die man sich auch dann gern vertieft, wenn man sich nicht nur bilden, sondern auch ergötzen will.

Nach Art eines Konversations-Lexikons ist der Stoff alphabetisch nach Stichworten angeordnet und zwar sowohl deutschen und wissenschaftlichen Namen von rezenten wie ausgestorbenen Arten und Tiergruppen als auch Begriffen aus den verschiedenen Disziplinen der Zoologie, nämlich der vergleichenden Anatomie und Morphologie, der Physiologie, Embryologie, Genetik, Paläontologie, Systematik, Ökologie, Parasitologie und Ethologie.

Das Werk ähnelt dem „New Dictionary of Birds" von Landsborough Thomsen (1964), übertrifft es aber bei weitem im Bildschmuck, den man sich prachtvoller und anregender kaum vorstellen kann und behandelt natürlich mit der gesamten Tierwelt eine viel größere Formenfülle. Daß man in einem solch umfassenden Werk auch mancherlei zu beanstanden findet, ist selbstverständlich. Dazu gehört wohl nicht das Fehlen von Hinweisen auf andere Stichwörter, denn solche Verweisungen, deren man dringend bedarf, werden in einem Gesamt-Register, das den 6. und letzten Band abschließen soll, in Aussicht gestellt. Bedauerlich scheint mir aber, daß nicht auf weiterführende Literatur, und wenn es nur die allerwichtigsten Werke sind, hingewiesen wird; auch stört den Zoologen, daß in diesem fast ausschließlich von Engländern verfaßten Werk nach herrschendem Brauch nur oder ganz bevorzugt Arbeiten bzw. Forschungsergebnisse berücksichtigt sind, die in englischer Sprache publiziert wurden. Dies kann man allerdings ebenso wie kleinere sachliche Fehler und Flüchtigkeiten, die sich im Text eingeschlichen haben angesichts eines so vorzüglichen Werkes ohne Aufhebens in Kauf nehmen. Es sei allen Natur- und Tierfreunden wärmstens empfohlen, auch denen, die sich durch die Flut der oft verschwenderisch ausgestatteten Tierbücher schon übersättigt fühlen. G. N.

Klemm, Michael (1973): Zoologisches Wörterbuch. Paläarktische Tiere. Teil I: Wirbeltiere; Teil II: Wirbellose. 854 Seiten. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Selbst wenn man in Rechnung stellt, daß der Verf. fast ein halbes Jahrhundert daran gearbeitet hat, ist dieses originelle Wörterbuch ein erstaunliches Werk an Formenfülle, Vollständigkeit und gewissenhaftem Fleiß, das jetzt mit Lieferung 10/11 abgeschlossen ist. Es umfaßt rund 30 000 Wörter, je zur Hälfte Wirbeltiere (Teil I) und Wirbellose (Teil II). Sie alle werden mit ihren wissenschaftlichen, deutschen und russischen Namen genannt und zwar sowohl in deutsch-russischer als auch in russisch-deutscher Anordnung (jeweils mit wissenschaftlichen Namen). Darüber hinaus sind auch Fachausdrücke aus der Biologie und deren Erläuterung sowie jagdkundliche Begriffe aufgeführt. Beide Teile haben ein Register der wissenschaftlichen Bezeichnungen, das sowohl auf die deutschen als auch auf die russischen Namen verweist, so daß jedes gesuchte Wort sofort in beiden Sprachen aufgefunden werden kann. Dieses für den Zoologen, dessen Interessengebiet die Fauna der Paläarktis einschließt, besonders nützliche Buch hat an Informationswert und Exaktheit nicht seinesgleichen. G. N.

Lüling, K. H. (?): Südamerikanische Fische und ihr Lebensraum. Engelbert Pfriem Wuppertal-Elberfeld. 84 S., 62 Abb.

Verf. hat durch mehrere Forschungsreisen vorwiegend ins peruanische Amazonas-Einzugsgebiet reiche Erfahrungen mit den Fischen dieses größten Stromgebietes der Erde gewonnen. Er schildert eingangs die Flußsysteme und ihren Fischbestand und in einem zweiten Teil die Anpassungen vieler Fische an regelmäßigen Trockenfall der kleineren Gewässer: Atmung durch Darm, Schwimmblase oder Rachenhöhle, das Absterben der gesamten Fischbevölkerung wie bei *Rivulus beniensis,* der nur im Eistadium die Trockenzeit überdauert usw. Er erzählt von diesen und anderen fesselnden ökologischen Problemen, von der Lebensweise

(Brutpflege des Riesenfisches *Arapaima*) und vom Vorkommen der Fische im Weiß- und Schwarzwasser. Das Buch ist üppig ausgestattet, aber der Verlag hat sich offenbar wenig Gedanken über die Wünsche der Leser gemacht: Auf der Karte, die über 2 Seiten Südamerika zeigt, vermißt man jede genauere Information wie z. B. die Reiseroute bzw. die Forschungsstationen des Verfassers, Areale der wichtigsten im Text behandelten Fischarten usw. Der Text ist stilistisch nicht überarbeitet und ungegliedert, die Bilder sind in ihrer Größe unnötig aufwendig, und einigen Strichzeichnungen (z. B. Abb. 11, 13, 34) fehlt zudem der Maßstab, so daß man sich kein Bild von der Größe der Fische machen kann. Es fehlen ferner ein Register, ein Inhaltsverzeichnis und sogar das Erscheinungsjahr des Buches. Es fehlt vor allem ein Literaturverzeichnis, obwohl viele Autoren erwähnt sind. So hätte den Zoologen statt eines abrupten Schlusses gewiß mehr ein Hinweis auf die 1971 erschienene Arbeit von Geisler, Knöppel und Sioli über „Ökologie der Süßwasserfische Amazoniens. Stand und Zukunftsaufgaben der Forschung" interessiert. Schade, daß dieses Buch, das ja allen Biologen spannende Beobachtungen und fesselnde Probleme bietet, jede sorgfältige und gewissenhafte Redaktion vermissen läßt.

G. N.

Mammalia depicta, Beihefte zur Zeitschrift für Säugetierkunde. Herausgegeben von W. Herre und M. Röhrs. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Jungius, H. (1971): The Biology and Behaviour of the Reedbuck (*Redunca arundinum* Boddaert 1785) in the Kruger National Park. Mit 106 S. und 32 Abb.

Herbert, H. J. (1972): The Population Dynamics of the Waterbuck *Kobus ellipsiprymnus* (Ogilby, 1833) in the Sabi-Sand Wildtuin. Mit 68 S. und 36 Abb.

Heidemann, G. (1973): Zur Biologie des Damwildes (*Cervus dama* Linné 1758). Mit 95 S. und 26 Abb.

Trotz der etwas verschieden lautenden Titel haben alle drei Monographien viel gemeinsam: Ausgehend von ein- bis zweijährigen Dauerbeobachtungen in einem Reservat wird unter Einbeziehung der Literatur die „Biologie" der betreffenden Art dargestellt: Ernährungsweise, Sozialverhalten, Fortpflanzung, Aktivität, Feinde, Konkurrenten und Bestandsentwicklung insbesondere, also Gesichtspunkte, die bei der Pflege und Begrenzung von Wildbeständen vorrangig berücksichtigt werden müssen. Für den Großriedbock müssen danach vor allem zwei Bedürfnisse befriedigt werden: ganzjähriges Wasserangebot und weite, hochgrasbestandene Flächen. Der Ellipsen-Wasserbock wurde in einem privaten Reservat im östlichen Transvaal untersucht, wo sein Bestand lange stabil geblieben ist, nach seiner Struktur aber künftig eher zurückgehen dürfte. Ursache ist vermutlich besonders die zunehmende Austrocknung des Gebiets. Hervorzuheben sind an dieser Arbeit die sorgfältigen Erhebungen zur Territorialität. Die Damwild-Monographie stützt sich auf die ständige Kontrolle einer freilebenden Population bei Kiel über zwei Jahre und Beobachtungen an Gatterwild.

Alle drei Arbeiten haben eine reiche Grundlage gut gegliedert dargestellten Datenmaterials. Abgesehen von ihrer praktischen Bedeutung liefern sie damit einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der betreffenden Arten als Lebensformen.

J. Niethammer

Olert, J. (1973): Cytologisch-morphologische Untersuchungen an der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* Linné 1758) und der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* Ott 1968). (Mammalia-Insectivora). Veröffentlichungen der Universität Innsbruck 76. Alpin-Biologische Studien V. Mit 73 S. und 16 Abb. Innsbruck.

38 *Sorex gemellus* und 68 *S. araneus* von 6 verschiedenen Fundorten aus Westdeutschland, Österreich, Liechtenstein und der Schweiz wurden aufgrund ihrer Karyogramme zuverlässig bestimmt. Sie bilden die Grundlage für einen Vergleich von Körper-, Schädelmaßen und densitometrisch bestimmten Farbmerkmalen zwischen den beiden Arten und innerhalb der Arten zwischen den verschiedenen Herkünften. *Sorex gemellus* ist kleiner als *S. araneus* und vor allem im Winterkleid

kontrastreicher gefärbt. Besonders Färbung und Länge der Unterkieferzahnreihe ermöglichen eine weitgehende, wenn auch nicht vollständige Trennung. Da innerartliche, geographische Variabilität und die Artunterschiede ähnliche Größenordnung haben, muß die Bestimmung auch weiterhin in neuen Gebieten zytotaxonomisch abgesichert werden. Ein Fortschritt ist es jedenfalls, daß die aufgrund ihrer Chromosomenstruktur aufgefundene Sorex-Art nun auch nach dem sorgfältigen Vergleich morphologisch ihre Eigenständigkeit erkennen läßt. J. Niethammer

Peterson, R., G. Montfort und P. A. D. Hollom (1973): Die Vögel Europas. Übersetzt und bearbeitet von G. Niethammer. 10. Aufl. 443 S., 74 Tafeln, 380 Verbreitungskarten, viele Schwarzweißzeichnungen. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Mit einer Gesamtauflage von über 165 000 seit 1954 ist der ‚Peterson' das erfolgreichste deutschsprachige Bestimmungsbuch für Vögel geworden. Das liegt zum einen daran, daß es bis vor kurzem nahezu konkurrenzlos war, zum anderen, daß ein gutes Grundkonzept ständig verbessert wurde. Das Konzept besteht darin, daß jede Art gut abgebildet und alle typischen Feldkennzeichen (Aussehen, Stimme, Vorkommen), besonders die Unterschiede zu ähnlichen Arten, ausführlich beschrieben sind. Die Hinweisstriche in den Abbildungen auf arttypische Merkmale haben sich besonders bewährt. Es werden alle in Europa heimischen Arten, die eingebürgerten Arten und die Irrgäste behandelt. Den Familien ist eine kurze Beschreibung vorangestellt. Zusätzliche Abschnitte, wie Topographie des Vogels, Problem der Rassen, Ornithologische Gesellschaften in Europa, die wichtigste Literatur in den einzelnen europäischen Ländern runden das Buch ab.

Besonders eindrucksvoll ist die Weiterentwicklung des ‚Peterson' zwischen der 1. und 10. Auflage: seit der 4. Aufl. zusätzlich auf 8 Tafeln alle Eier europäischer Singvögel, seit der 5. Vereinigung der Tafeln am Ende des Buches, seit der 7. 2 zusätzliche Farbtafeln für seltene Arten; ständige Vermehrung der behandelten Arten; die Verbreitungskarten wurden stets auf den neuesten Stand der avifaunistischen Forschung gebracht; seit der 6. Aufl. sind die Familien in der nun allgemein gebräuchlichen Reihenfolge angeordnet (leider ist dieser Schritt bei den Tafeln immer noch nicht nachgeholt: Hühner zwischen Seeschwalben und Eulen!).

In der 10. Auflage wurde unter anderem der Text vollständig überarbeitet, alle eingebürgerten Arten aufgenommen, erstmals für alle behandelten Familien eine Charakterisierung gegeben, der Index vollständig neu erarbeitet und wesentlich erweitert, wobei auch alle gebräuchlichen Synonyme der lateinischen Namen aufgeführt werden. Im Index wie auch bei den Familienbeschreibungen sind besonders auch systematische Aspekte stärker als bisher berücksichtigt.

Sicher werden „Die Vögel Europas" neben den beiden jüngeren, preiswerteren Feldführern (s. Bonn. zool. Beitr. 1972, p. 71 und p. 355) weiterhin regen Zuspruch finden, da sie wie kein anderes Bestimmungsbuch ausgereift und beliebt sind.
G. Rheinwald

Seidel, F. (1972): Entwicklungsphysiologie der Tiere I. Ei und Furchung. Mit 234 S. und 51 Abb. 2., neubearbeitete Auflage. Sammlung Göschen Band 7162, de Gruyter, Berlin, New York.

Gegenüber dem 1953 erschienenen Vorläufer ist die Neuauflage auf etwa den doppelten Umfang erweitert. Zwar blieb die ursprüngliche Gliederung (Entwicklungsfaktoren im Eikern, im Zytoplasma, Reaktionen zwischen Kern und Zytoplasma, äußere Einflüsse, Organisation des Eies) gewahrt, doch wurden überall neue Befunde vor allem aus Elektonenmikroskopie und Molekularbiologie eingebaut. Ein Vergleich der Verzeichnisse von Fachausdrücken zeigt, wie viele wichtige Begriffe in den letzten 20 Jahren neu entstanden sind und Lehrbuchreife erlangt haben, wieviel mehr wir heute wissen, wieviel mehr aber auch ein Student heute lernen muß. Um so wichtiger sind derart kurzgefaßte, kompetente Darstellungen. Der Benutzer hätte es allerdings bei einer schärferen Gliederung leichter. Ein formaler Mangel ist die vielfach veraltete Nomenklatur: Wer weiß schon, was *Triturus taeniatus, T. palmatus, Rana fusca, Bufo communis* ist? Einige Male ist *Triton* stehengeblieben, meist wurde er in *Triturus* verbessert. J. Niethammer

Großes Zoologisches Praktikum, herausgegeben von R. Siewing. G. Fischer Verlag Stuttgart:

Winkelmann, F. (1973): *Sympetrum vulgatum* — Heidelibelle. Mit 100 S. und 29 Abb. Band 14 d.

Strenger, A. (1973): *Sphaerechinus granularis* — Violetter Seeigel. Mit 68 S. und 31 zum Teil mehrfarbigen Abb. Band 18 e.

Die beiden Bände setzen die bereits gut eingeführte Reihe mit vortrefflichen Darstellungen wichtiger Beispiele fort, wobei sie mehr als vielleicht mancher der früher erschienenen Teile Wert auf Strukturen legen, die sich im Rahmen eines Kurses tatsächlich auch sinnvoll bearbeiten lassen. In der Libellendarstellung wird parallel zu *Sympetrum* stets auch eine Art der Zygopteren, *Lestes sponsa*, behandelt, so daß er beispielhaft den Bauplan der Odonaten beschreibt. Ebenso ist es erklärtes Ziel des *Sphaerechinus*-Bandes, zugleich beispielhaft den Bauplan der regulären Seeigel darzustellen. Ständige Hinweise auf die Funktion der beobachteten Strukturen und ihre phylogenetische Bedeutung gestalten diese kleinen Monographien sehr anregend. Die Bebilderung ist im Libellenband gut, im Seeigelteil vorzüglich. Über den didaktischen Wert hinaus sind beide Beiträge geeignet, der Anatomie der Tiere neue Freunde zu gewinnen. J. Niethammer

Williams, John G. (1973): Die Vögel Ost- und Zentralafrikas. Ein Taschenbuch für Ornithologen und Naturfreunde. Übersetzt und bearbeitet von Dr. Horst Hagen unter Mitarbeit von Dr. Hans E. Wolters. Hamburg und Berlin (Paul Parey). 287 S., 461 Abb., davon 179 farbig.

Wer den Touristenstrom in Kenia und Tansania erlebt hat, wird sich nicht darüber wundern, daß die englische Ausgabe dieses ersten Taschenbuchs über die Vögel Ost- und Zentralafrikas (wobei unter „Zentralafrika" die ehemals in der „Zentralafrikanischen Föderation" zusammengeschlossenen Länder Sambia, Malawi und Rhodesien zu verstehen sind) von 1963 bis 1969 vier Auflagen erlebt hat. Nun liegt auch eine deutschsprachige Ausgabe vor, von H. Hagen übersetzt und von H. E. Wolters überarbeitet (vor allem Ergänzung zur Verbreitung und Systematik). Darüber hinaus wurde in die deutsche Ausgabe eine Reihe von Arten neu aufgenommen, wenn auch nur in der Form einer kurzen Charakterisierung im Abschnitt „Ähnliche Arten". So werden nun insgesamt etwa 800 Vogelarten und eine Anzahl feldornithologisch gut kenntlicher Rassen besprochen. Das Schwergewicht der Darstellung liegt unverkennbar auf den Vögeln Kenias und Tansanias, denen gegenüber die nur in Äthiopien, Sambia, Malawi, Rhodesien oder Moçambique anzutreffenden Arten etwas zu kurz kommen. Freilich wird auch in Kenia, Tansania und Uganda der Feldbeobachter ohne das ebenfalls in deutscher Übersetzung beim gleichen Verlag vorliegende Buch von Williams über die Säugetiere und selteneren Vögel in den Nationalparks Ostafrikas nicht auskommen, und es wäre gewiß vorteilhaft gewesen, die beiden Bücher zu einem vollständigen Feldführer zusammenzufassen. Ungeachtet dessen und der oft unbefriedigenden Qualität der farbigen Abbildungen ist das vorliegende Taschenbuch dennoch nützlich, da es dem Reisenden vor allem zu einer schnellen und verläßlichen ersten Orientierung über die ihn in Ostafrika erwartende reiche Vogelwelt verhilft. Begrüßen wird der Benutzer auch die kurze Übersicht über die einschlägige Literatur und das Verzeichnis der Anschriften ornithologischer Sammlungen und Bibliotheken in Ostafrika.

H. Kumerloeve

Wüst, W. (1973): Die Vogelwelt des Nymphenburger Parks München. — Tier und Umwelt, Neue Folge, H. 9/10, 108 S. Detlev Kurth Barmstedt.

Hinter diesem nach Ausstattung und Inhalt gleich gediegenem Heft verbirgt sich mehr als der Biologe bei solchem Titel vermutet, nämlich eine über Jahrzehnte durchgeführte genaue und verläßliche Bestandsaufnahme, die ihren besonderen Wert in dem Umstand hat, daß vor 80 Jahren sowohl eine genaue floristische als auch avifaunistische Schilderung dieses großen Landschaftsgartens veröffentlicht wurden, die sehr interessante quantitative Vergleiche herausfordern und vem Verf. übersichtlich, sehr informativ und in fesselnder Darstellung vollzogen worden sind. So lassen sich bei vielen der heute hier brütenden 73 Vogelarten, von denen die Zahl der Brutpaare schon 1889 ermittelt wurde, Bestandsschwankungen derart exakt nachweisen, wie dies bisher kaum über einen ähnlich großen Zeitraum möglich gewesen ist. G. N.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BOUND BY HM

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3507